ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 82

2

ФЕВРАЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1997

ТОМ 82 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1997, № 2

УДК 58 : 576.312

© В. Г. Гриф

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ КАРИОЛОГИИ И КАРИОСИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ

V. G. GRIF. PROBLEMS AND PERSPECTIVES IN PLANT KARYOLOGY AND KARYOSYSTEMATICS

Рассмотрены некоторые современные проблемы кариологии и кариосистематики растений: количество ДНК у разных таксонов высших растений и «парадокс С»; возможность использования количества ДНК как таксономического признака в кариосистематике; изменение морфологии хромосом в морфо- и онтогенезе и под влиянием различных факторов, а также механизмы этих изменений; роль эу- и гетерохроматиновых сегментов хромосом в кариосистематике и механизмы дифференциальной окраски этих сегментов; перспективы методов геномной гибридизации in situ для кариологии и кариосистематики растений и значение их для повышения разрешающей способности кариосистематического анализа; механизмы, определяющие положение хромосом в интерфазном ядре и в процессе деления; применение автоматических анализаторов изображения для изучения хромосом растений.

Изучение кариотипа имеет важное значение в решении многих вопросов систематики, филогении и генезиса флор. Кариосистематические методы анализа хромосом являются основополагающими в исследованиях внутривидовой дивергенции, формо- и видообразования.

Эволюция кариотипа может быть результатом аберраций хромосом, нарушений митоза и мейоза (анеуплоидия и все виды полиплоидии), гибридизации.

Изучение механизмов эволюции кариотипа должно происходить с учетом генетических, биологических и физиологических особенностей каждого таксона, поскольку очевидно, что эти механизмы обладают как общими чертами, так и специфичностью. Механизмы и скорость эволюции хромосомного аппарата вряд ли могут быть одинаковыми у организмов с разными жизненными формами и циклами: у одно- и многолетников, древесных и травянистых растений, таксонов с преобладанием семенного или вегетативного способа размножения, апомиктов и т. д., как в силу характера и скорости накопления мутаций, так и в зависимости от степени давления отбора. Необходимо также учитывать роль антропогенного прессинга не только как мутагенного фактора, но и как фактора формо- и видообразования и отбора. Очевидно, что закономерности эволюции хромосом должны изучаться с учетом всех этих факторов.

Дальнейшее развитие кариологии и кариосистематики растений связано с решением ряда проблем, таких как: 1) стандартизация методов описания и измерения кариотипа (хромосом) и методов построения кариограмм и идиограмм; 2) определение границ изменения параметров хромосом в митотическом цикле, мейозе и при различных воздействиях, разработка методов получения сравнимых результатов; 3) совершенствование методов стабильного выявления дифференциальных сегментов хромосом, определения их цитохимической и молекулярной природы, генетической и функциональной роли в морфо- и онтогенезе; 4) изучение надмолекулярной структурно-функциональной организации хромосом: решение вопроса о моно- или полинемном их строении; 5) разработка и совершенствование методов использования в кариосистематике типа организации хроматина в интерфазных ядрах (хромомерная, хромоцентрическая или хромонемная); 6) дальнейшее совершенствование количественной фотометрии ДНК, изучение роли изменения количества ДНК в эволюции, определение роли избыточной ДНК («С-парадокс») и разработка методов использования этого показателя в кариосистематике; 7) освоение методов гибридизации ДНК—ДНК in situ как для целей кариосистематики и филогении, так и для изучения механизмов эволюции генетического аппарата; 8) изучение генетической роли локальной деспирализации ДНК в митотическом цикле и др.

Вышеперечисленные проблемы не касаются вопросов молекулярной генетики. В одной статье рассмотреть все проблемы кариосистематики и кариологии невозможно. Поэтому ниже будут рассмотрены только некоторые из них.

Количество ДНК у растений

Накопленные в настоящее время многочисленные данные о количестве ДНК у цветковых растений свидетельствуют о том, что этот параметр можно считать стабильным признаком вида.

Очевидно, что количество ДНК может быть важной таксономической характеристикой, позволяющей определить степень дивергенции таксонов, особенности эволюции генетического аппарата разных таксономических групп; этот признак важен для изучения коррелятивной зависимости между количеством ДНК и морфологическими и физиологическими процессами и, в частности, влияния на них дозы генов.

Определение структурно-функциональных изменений ДНК в митотическом цикле и при дифференциации клеток имеет значение при изучении роли конформационных изменений хроматина как одного из механизмов регуляции генетического аппарата в норме и при различных воздействиях, и, кроме того, может помочь в решении такого сложного вопроса, как моно- или полинемное строение хромосом растений.

До сих пор не ясна роль количества ДНК в эволюции растений. Даже у близких таксонов растений наблюдаются большие различия в содержании ДНК на ядро, несвязанные ни с эволюционной специализацией, ни со структурной сложностью организма. У голосеменных количество ДНК различается в 15—20 раз, а в пределах семейств — в 2—4 раза.

В настоящее время количество ДНК установлено почти для 2000 видов цветковых растений. У различных видов цветковых этот параметр может различаться в 2000 раз (Bennett, Smith, 1976, 1991; Bennett et al., 1982, и др.), причем виды одного семейства с одинаковым числом хромосом могут различаться по этому показателю в десятки раз, и даже виды одного рода иногда различаются в несколько раз (Ehrendorfer, 1983). Так, например, виды сем. *Ranunculaceae* с одинаковым соматическим числом хромосом 2n = 14 различаются по количеству ДНК в 45 раз, а виды рода *Ranunculus* с 2n = 14 — в 5 раз. Виды с одинаковым числом хромосом 2n = 10, относящиеся к разным семействам, — например, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Brassicaceae*) (4С ДНК = 0.9 пг) и *Trillum camschatcense* Ker-Gawl. (*Trilliaceae*) (4С ДНК = = 178.0 пг) различаются по этому признаќу почти в 200 раз. Следует сразу подчеркнуть, что эти различия обусловлены разницей в суммарном объеме хромосом кариотипа. Количество ДНК на ядро, как правило, прямо пропорционально коррелировано с суммарным объемом метафазных хромосом (Rees et al., 1966; Narayan, Durrant, 1983; Raina, Bisht, 1988, и др.). Разные виды животных и растений могут различаться по количеству ДНК в сотни раз, но количество ДНК на единицу объема хромосом при этом различается только в 1.5—2.0 раза (Anderson et al., 1982; Bennett et al., 1983; Banerjee, Sharma, 1987, и др.). При этом необходимо учитывать, что объем хромосом — очень изменчивый признак, так как он изменяется в разных тканях и органах, в ходе морфо- и онтогенеза, под влиянием самых различных факторов, причем в несколько раз (до 5). В одном случае эти изменения объема хромосом происходят за счет конформационных изменений молекулярной структуры хромосом вследствие блокирования митотического цикла низкой температурой, химическими агентами и т. д. (Гриф, 1963, и др.). При этом количество ДНК остается неизменным.

В другом случае изменение параметров хромосом является результатом влияния различных внешних условий на процессы роста и развития, и на содержание хромосомных белков и РНК, но при неизменном содержании ДНК (Гриф, Соболева, 1965; Bennett, 1970; Flannagan, Jones, 1973, и др.). Очевидно, что в результате таких изменений объема хромосом определение количества ДНК на единицу их объема будет различаться. Поэтому к данным о большом различии количества ДНК на единицу объема хромосом следует отнестись критически.

Если допустить, что в основе молекулярной организации хромосом растений лежит одна многократно спирализованная нить ДНП, то различия количества ДНК в десятки и сотни раз на одном уровне плоидности у растений вряд ли можно объяснить различием количества уникальных генов. Количество уникальных генов должно быть более или менее одинаковым у организмов одного уровня плоидности, организации и эволюционной специализации. При этом следует учесть, что количество ДНК у многих цветковых растений, полностью обеспечивающее генетическую информацию для всего фенотипического многообразия жизнедеятельности организма в онтогенезе, очень невелико. Так, например, у *Arabidopsis thaliana* при соматическом числе 2n = 10 количество ДНК — 0.9 пг, и из этого количества 12 % приходится на некодирующие последовательности, т. е. гетерохроматин (Ambros, Schweizer, 1976). Такое же небольшое количество ДНК на диплоидный набор хромосом отмечено у *Aphanes sativa* L. (*Poaceae*) — 4C = 0.4 пг; *Drosera capensis* L. (*Droseraceae*) — 4C = 0.6 пг, *Aquilegia caerulea* James (*Ranunculaceae*) — 4C = 2.1 пг.

В настоящее время обнаружено более 50 видов растений, относящихся к 25 семействам, у которых количество ДНК на соматический набор хромосом не превышает 2.0 пг (см. данные в сводках: Bennett, Smith, 1976, 1991; Bennett et al., 1982).

Многие авторы вероятной причиной такого различия считали разницу в содержании некодирующих высокоповторяющихся последовательностей ДНК, т. е. гетерохроматина. Однако в этом случае содержание гетерохроматина в геноме должно быть в десятки и сотни раз больше, чем эухроматина. Например, если допустить, что виды с наименьшим количеством ДНК содержат только уникальные гены, то виды этого же рода с большим количеством ДНК должны содержать приблизительно такое же количество уникальных генов плюс в несколько десятков и даже сотен раз больше гетерохроматина. Но видов растений с высоким процентом гетерохроматина на геном невелико, а у видов с большим количеством ДНК может быть очень мало гетерохроматина. Кроме этого, имеются данные, что количество ДНК на единицу объема эу- и гетерохроматиновых сегментов метафазных хромосом одинаково (Barlow, Vosa, 1969; Гриф, 1980, и др.). Следовательно, должно быть какое-то другое объяснение этому явлению. Еще труднее объяснить данные о 2-кратной разнице в содержании ДНК у растений одного вида с одинаковым числом хромосом и одинаковым их суммарным объемом (Ефимов, 1988).

Трудно объяснить увеличение количества ДНК за счет амплификации отдельных хромосом набора или некоторых сегментов хромосом. Если количество ДНК в хромосомном наборе увеличивалось только на 20 % при допущении, что это произошло за счет амплификации отдельных хромосом или некоторых сегментов хромосом, составляющих тоже 20 % от суммарной длины (или объема) хромосом, то очевидно, что в этих хромосомах или сегментах количество ДНК на единицу объема должно быть в 2 раза больше, чем в других хромосомах или их сегментах. Уже в этом случае, при различии в содержании ДНК только на 20 %, эти хромосомы или сегменты должны визуально выделяться при *любых* способах окрашивания.[1] В случае же линейной амплификации отдельных фрагментов хромосомного набора они должны выявляться в результате изменения соотношения размеров хромосом по их относительной длине или их центромерного индекса. Отсюда следует, что если происходит увеличение количества ДНК на существенную величину, то оно может остаться «незамеченным» только в случае равномерного распределения этой «избыточной» ДНК по всем хромосомам набора, а это возможно только за счет полинемии (многонитчатости) (Darlington, 1955; Steffensen, 1960; Gimenez-Martin et al., 1963; Богданов и др., 1965; Rothfels et al., 1966; Wolf, Martin, 1968; Поляков и др., 1969; Кирьянов и др., 1974; Поляков, 1980; Пунина, Александрова, 1992, и др.).

---

[1] Это видно на любой метафазной пластинке в случае наложения хромосом друг на друга. Участки наложений резко выделяются по интенсивности окраски, и то же самое должно наблюдаться в случае 2-кратного увеличения количества ДНК в отдельных сегментах хромосом.

Учитывая, что в последнее время накапливается все больше данных в пользу спиральной организации хроматина и хромосом за счет нескольких последовательных уровней спирализации ДНП, следует допустить, что в основе организации элементарного комплекса ДНП может быть не одна, а несколько нитей, лежащих параллельно друг другу и проходящих все фазы митотического цикла и другие процессы строго синхронно. В пользу полинемности свидетельствует не только большое количество ДНК у высших растений, но и высокое содержание умеренных повторов и даже отсутствие истинно уникальных последовательностей (Mello-Sampayo, 1961; Кирьянов и др., 1974; Dhillon, 1980; Горнунг и др., 1986, и др.).

Возможностью изменения степени полинемности хромосом у растений хорошо объясняются различия в количестве ДНК у близких таксонов при отсутствии заметного изменения природы организмов. Однако в случае допущения полинемной организации хромосом растений возникают большие трудности с объяснением механизмов полуконсервативной репликации, аберраций, разрывов, репарации хромосом, наследования менделирующих признаков и т. д. Экспериментальная полиплоидия (аутополиплоидия) — увеличение количества ДНК только в 2 раза — как правило, приводит к ряду морфологических изменений: увеличению вегетативных органов, утолщению листовой пластинки и т. д. Следовательно, виды одного рода, различающиеся по количеству ДНК в несколько раз, должны иметь четкие морфологические различия, однако этого не наблюдается. Поэтому загадка С-парадокса остается одной из интереснейших проблем современной биологии.

В заключение следует отметить, что биологическое значение изменения количества ДНК в эволюционном плане изучено очень слабо: неясны генетическая роль количества ДНК и тем более «избыточной» ДНК; функции гетерохроматина и умеренных повторов. Предлагаются самые различные корреляции между количеством ДНК и разными признаками, но большинство из них недостаточно убедительны. Так, например, данные о прямой зависимости между количеством ДНК и продолжительностью митотического цикла (Van't Hof, Sparrow, 1963; Van't Hof, 1965, и др.) впоследствии не получили подтверждения (Гриф, 1981). Не очень убедительны и данные о корреляции различных жизненных форм и количества ДНК (Bennett, 1972; Price, Bachmann, 1975, 1976 и др.). Все эти корреляции изучались на очень ограниченном круге объектов, поэтому считать их доказанными пока преждевременно.

Из вышесказанного очевидно, что размеры хромосом — признак чрезвычайно изменчивый, и его следует учитывать в сочетании с количеством ДНК — признаком стабильным, видоспецифическим и не подверженным практически никаким влияниям. В меристематических клетках разных органов растений этот показатель стабилен в ходе морфо- и онтогенеза, одинаков в разных тканях и не зависит от условий выращивания и внешней среды.[2] Вероятно, это вопрос ближайшего будущего.

При помощи определения количества ДНК можно более четко и надежно характеризовать хромосомы как определенные по величине группы сцепления. Для этого может быть использована относительная величина хромосом, показатель стабильный и независимый ни от фаз развития организма, ни от воздействий (Гриф, Соболева, 1965; Гриф, Свешникова, 1975, и др.), но, конечно, в разумных пределах.

---

[2] Имеющиеся в литературе данные об изменении количества ДНК на клетку (ядро) в зависимости от условий выращивания растений (Архипов и др., 1985; Соболева и др., 1985, и др.), полученные при фотометрии интерфазных ядер, основаны на элементарной методической ошибке, так как при этом не учитывали распределение интерфазных клеток по фазам цикла G_1, S и G_2. В других случаях, вероятно не учитывали возможность структурных перестроек кариотипа (дополнительные хромосомы, анеуплоидия, эндополиплоидия, аберрации хромосом и т. д.).

Определение количества ДНК проще и менее трудоемко, чем определение параметров хромосом, легче автоматизируется, а, самое главное, этот показатель очень стабилен. Для определения 4С ДНК достаточно профотометрировать 25—50 профаз. Ошибки измерения размеров хромосом обычными морфометрическими методами в 2 раза больше, чем таковые при фотометрическом определении количества ДНК на ядро по профазам. Так, при определении длины метафазных хромосом из клеток меристемы одного корня *Trillium camschatcense* средняя ошибка измерения составляет 1.6 % от длины хромосомы (Гриф, Свешникова, 1975), а при определении у того же вида количества ДНК на ядро цитофотометрическим методом ошибка измерения составляет 0.7 % от 4С ДНК, т. е. приблизительно в 2 раза меньше (Гриф, 1980).

Из всего сказанного следует: количество ДНК на ядро (соматический набор хромосом) у разных видов высших растений может различаться в сотни раз; причина и роль этих различий до сих пор не ясна, однако количество ДНК — признак видоспецифический и стабильный и может быть использован как систематический признак в кариосистематике наравне с другими признаками кариотипа.

Можно считать, что этот признак в дальнейшем может дополнить или заменить одну из характеристик кариотипа, а именно размеры хромосом.

Гетеро- и эухроматиновые сегменты, дифференциальное окрашивание хромосом

В последние годы заметно уменьшилось количество исследований природы и функций гетерохроматина. Очевидно, методы дифференциальной окраски сегментов хромосом в этих вопросах исчерпали свои возможности и не дали ожидаемых результатов в разгадке генетической и функциональной роли гетерохроматина, однако количество работ с использованием методов дифференциальной окраски для целей кариосистематики постоянно увеличивается.

Методы дифференциальной окраски хромосом позволили резко повысить возможность и точность идентификации практически всех хромосом кариотипов растений, что, в свою очередь, позволило углубить изучение полиморфизма хромосом, их структурных перестроек, идентифицировать анеуплоидные и дополнительные хромосомы, проводить геномный анализ аллополиплоидов, устанавливать соматические ассоциации хромосом в интерфазном ядре и т. д.

Локализация сегментов, их размеры и количество имеют большое значение и приобретают все более важную роль в выяснении филогенетических связей таксонов самого разного уровня.

Роль гетерохроматина до сих пор не ясна, несмотря на колоссальное количество исследований (библиография по этой теме собрана в работах M. Mizianty (1982, 1984a, b, 1985), А. А. Прокофьевой-Бельговской (1986), А. А. Красникова (1989)). Одно только перечисление функций, приписываемых гетерохроматину, свидетельствует о том, что эта проблема до сих пор не решена. Это — защита генома от повреждений и репарация повреждений; эволюция генома; регуляция метаболизма клетки и прямая регуляция активности генов; конформационные изменения ДНК и регуляция репликации и транскрипции; синтез и контроль за синтезом рибосомальной РНК; инактивация структурных генов в результате эффекта положения; адаптация к экстремальным условиям и регуляция активности адаптивных генов; образование первичных синапсисов в мейозе, влияние на продолжительность митотического цикла и его фаз, и это еще не все. Ясно, что такая многофункциональность гетерохроматина маловероятна, кроме того, ни одна из этих гипотез не имеет убедительных доказательств.

Тем не менее нет никаких сомнений в важной роли гетерохроматина, так как он присутствует в геномах практически всех растений и животных, его содержание на геном может составлять более 50 %, он сохраняется в процессе эволюции и не элиминирует, несмотря на кажущуюся генетическую инертность.

Дифференциальная окраска разных сегментов профазных и метафазных хромосом вызывается 3 причинами. 2 из них — это молекулярные различия этих сегментов: 1) по содержанию уникальных кодирующих и коротких повторяющихся последовательностей нуклеотидных оснований (это эу- и гетерохроматиновые сегменты в широком смысле этих терминов); 2) по соотношению содержания АТ и ГЦ пар нуклеотидов в сегментах, т. е. обогащенность сегментов этими парами (это различные типы сегментов по их реакции на различные воздействия или по их родству с красителями — С-, G-, R-, Hy- и др. сегменты). И наконец, 3-я причина — это структурно-функциональные различия в степени спирализации (компактизации) ДНП разных участков хромосом в ходе митотического цикла (Раскина, Родионов, 1992; Раскина, Гриф, 1995, и др.). Репликация ДНК в S-фазе митотического цикла происходит неодновременно, а в определенной последовательности, характерной для каждой пары хромосом набора. Очевидно, что в интерфазе ДНП находится в какой-либо степени спирализации, за исключением полностью деспирализованных центров репликации (фрагментов Оказаки), в которых сразу после завершения репликации начинается новый цикл спирализации. Последовательность начала спирализации участков хромосом в митотическом цикле определяется последовательностью их репликации (Захаров, 1979; Nagl, 1979 и др.). Сегменты, завершившие репликацию раньше, продолжают опережать другие по степени спирализации в дальнейшем ходе митотического цикла и поэтому могут отличаться по реакции на различные воздействия (обработки) и по сродству к разным красителям (Раскина, Гриф, 1995).

Вероятно, блоки «плотного» хроматина профазных хромосом — это либо гетерохроматиновые сегменты, проходящие весь митотический цикл в более или менее постоянной степени спирализации и даже в S-фазе сохраняющиеся в виде хромоцентров, либо это эухроматиновые участки, которые прошли репликацию в начале S-фазы и поэтому опережают другие по степени спирализации. Эти различия разных сегментов профазных хромосом сохраняются до прометафазы, когда все участки хромосом достигают оптимальной степени спирализации и эу- и гетерохроматиновые сегменты становятся неразличимыми при обычных методах окрашивания, а для выявления их требуются специальные методы. При этом количество ДНК на единицу длины (или объема) хромосом метафазной пластинки становится одинаковым во всех сегментах (Barlow, Vosa, 1969).

Таким образом, следует различать природу дифференциальных сегментов профазных хромосом: молекулярные различия, лежащие в основе организации эу- и гетерохроматиновых сегментов и их типов, и различия в динамическом состоянии (в продвинутости степени спирализации) в ходе митотического цикла.

Очевидно также, что рисунок дифференциальных сегментов профазных хромосом может являться таким же таксономическим признаком, как и рисунок гетерохроматиновых сегментов метафазных хромосом, и это позволяет повысить разрешающую способность хромосомного анализа как в кариосистематике, так и при решении вопросов цитогенетики и др.

Геномная гибридизация in situ

В России в области ботанической биосистематики и цитогенетики относительно новый метод изучения генетической природы хромосом с помощью гибридизации ДНК in situ практически не используется. Поэтому необходимо сказать несколько слов о его истории, области применения и возможностях.

Впервые метод in situ гибридизации (ISH) был применен в конце 60-г годов для картирования ряда генов или фрагментов ДНК с определенной последовательностью пар нуклеотидов (Gill, Pardue, 1969; John et al., 1969). Исследования проводились непосредственно на цитологических препаратах методом нанесения на них предварительно выделенной ДНК или фрагментов ДНК из объекта, чью комплементарную связь с исследуемым объектом было необходимо установить. Перед нанесением на препарат выделенную ДНК метили изотопом. Этот метод успешно используется для картирования повторяющихся последовательностей ДНК, таких как рибосомальные гены, для изучения молекулярной природы гетерохроматиновых сегментов разной обогащенности АТ и ГЦ парами оснований и т. д., а, следовательно, используется и как метод кариотипической идентификации хромосом (Hutchinson, Seal, 1983; Appels et al., 1986; Rayburn, Gill, 1987; Jiang, Gill, 1993, 1994, и др.). Метод ISH обладает рядом недостатков, таких как относительно слабая разрешающая способность, большая продолжительность приготовления препаратов из-за длительной (до месяца и более) экспозиции препаратов с нанесенной эмульсией и др., однако он дал толчок к разработке более совершенных и более информативных методов. В 80-е годы был разработан метод флуоресцентной in situ гибридизации (FISH), в котором для получения меченой ДНК используются флуорохромы вместо изотопов, отсюда ряд преимуществ: возможность одновременной метки разными флуорохромами двух и более генов или фрагментов ДНК, различающихся по составу пар нуклеотидов или их последовательностей; скорость приготовления препаратов и высокая разрешающая способность (Langer-Sofer et al., 1982; Pinkel et al., 1986, и др.). На растительных объектах впервые этот метод был использован в 1985 г. (Rayburn, Gill, 1985).

Разновидностью FISH-метода является геномная in situ гибридизация (GISH). В этом случае тотальную ДНК выделяют из одного предполагаемого вида-компонента гибрида или полиплоида, полученный экстракт метят флуорохромом и наносят на цитологический препарат исследуемого объекта, после чего с помощью флуоресцентного микроскопа можно четко различать различные геномы по их контрастному свечению разными цветами (Durnam et al., 1985; Schwarzacher et al., 1989, и др.). Для растений этот метод разработали M. Bennett и P. Heslop-Harrison в 1987 г.

Бóльшая часть видов покрытосеменных растений является полиплоидами, многие из них — аллополиплоидами со сложным геномным составом из геномов двух и более исходных видов. Поэтому одной из важнейших задач биосистематики и цитогенетики всегда была разработка методов достоверной идентификации как отдельных хромосом, так и целых геномов. Отсюда очевидно значение и перспективы метода геномной in situ гибридизации для кариосистематики и цитогенетики.

Метод GISH уже успешно используется для изучения геномной структуры гибридов, полиплоидов и их эволюции. Этот метод позволяет абсолютно однозначно различать хромосомы каждого из составляющих геномов и даже обнаруживать хромосомные аберрации (Bennett et al., 1992; Fuchs et al., 1994, и др.). Помимо этого метод может быть использован для изучения динамики структурных изменений хроматина интерфазного ядра в ходе митотического цикла и при процессах дифференциации клетки, в ходе митотического и мейотического деления клеток. Разрешающая способность метода позволяет обнаруживать хромосомные аберрации и все виды межгеномных перестроек. И что самое важное — он позволяет определить филогенетические изменения хромосомного аппарата в ходе эволюции сравнением генетической структуры кариотипов примитивных и продвинутых таксонов (Bennett, 1995, и др.).

Метод GISH может быть использован для идентификации внутривидовых гибридов в эксперименте и природных популяциях, для обнаружения «чужеродных» хромосом и даже отдельных «чужеродных» сегментов хромосом и т. д.

С помощью этого метода удалось решить давно дискутируемый вопрос об уровне плоидности *Zea mays* L. $2n = 20$. До сих пор считалось, что это диплоид с $x = 10$. Однако G. Moore с соавт. (1995) удалось доказать, что кукуруза — это аллотетраплоид с основным числом хромосом $x = 5$.

Сравнение методов изотопной in situ гибридизации (ISH), флуоресцентной (FISH) и геномной in situ (GISH) показывает, что основная область применения первых 2 методов — цитогенетика. Наиболее часто они используются для картирования различных последовательностей ДНК, как высокоповторяющихся, так и уникальных. A GISH-метод может быть применен главным образом в кариосистематике для изучения геномной структуры и происхождения гибридов и полиплоидов, механизмов эволюции хромосомного аппарата, систематических и филогенетических связей таксонов растений и т. д.

Расположение хромосом в интерфазе и метафазе

Расположение хромосом в интерфазном ядре и делящейся клетке и биологическое значение этого явления обсуждаются давно. Известно, что у растений с небольшим количеством ДНК на геном и относительно большими ядрами хроматин в интерфазном ядре располагается по внутренней поверхности ядерной оболочки. Упорядоченному положению хроматина и хромосом в ядре придается важное биологическое значение (Мосолов, 1968; Comings, 1968; Avivi, Feldman, 1980; Lavania, Sharma, 1981; Evans, Filion, 1982; Монахова, 1990; Heslop-Harrison, Bennett, 1990; Полторацкий, Подгорная, 1992, и др.). Однако у организмов с большим количеством ДНК на геном бóльшая часть ДНК не имеет контактов с оболочкой ядра, так как хроматин расположен по всему объему ядра. Если контакт хроматина и, в частности, гетерохроматина (хромоцентров) в интерфазе с ядерной оболочкой — не просто физическое расположение структур в сфере ядра, а имеет биологическое значение, то это явление должно быть универсальным, так же как универсальны цепь ДНК—РНК—белок, как практически универсальны механизмы митоза и мейоза и т. п.

Однако очевидно, что количество хроматина, контактирующего с оболочкой ядра, обратно пропорционально количеству ДНК на единицу объема ядра: чем хроматина больше, тем процент хроматина на поверхности ядерной оболочки меньше. То же самое относится к хромоцентрам (гетерохроматину). В ядрах растений с большим количеством ДНК большинство хромоцентров не соприкасается с ядерной оболочкой. Следовательно, придавать этим контактам какое-то особое значение без доказательства функциональной роли этих связей преждевременно.

Эти рассуждения относятся и к наблюдаемому полярному положению центромерных участков хромосом на одном из полюсов разделившихся клеток.

Естественно, что после расхождения в анафазе дочерних хромосом к полюсам все прицентромерные участки хромосом оказываются в дочерних клетках сближенными и располагаются на полюсах деления. Понятно, что такое расположение сохраняется практически до следующего деления. Для объяснения этого явления не требуется никаких межхромосомных связей или «центромерных колец».

Еще в 1936 г. М. С. Навашин (Navashin, 1936) показал, что в ряду клеток корневой меристемы *Crepis capillaris* (L.) Nutt. хромосомы в метафазе сохраняют свое положение в ряде последовательных делений относительно постоянно, совершая только вращательное движение пластинки по отношению к оси деления. Эти данные получили подтверждение и в последующих работах (Навашин, 1947; Werry et al., 1977; Tanaka, 1981; Lomakina, 1989; Oud et al., 1989, и др.).

Объяснение всех этих фактов межхромосомными или теломерными связями и наличием полярных колец кажутся недостаточно убедительными,[3] так как во всех этих случаях такие связи наблюдаются непостоянно, а следовательно, они не универсальны. Для этих явлений можно найти и другие объяснения: после разделения хромосом в анафазе и окончания расхождения хроматид к полюсам начинается их деспирализация, а занимаемый ими объем резко возрастает, в результате они занимают все внутреннее пространство ядра и при этом фиксируется положение хромосом относительно друг друга. Перемещение хромосом в этом состоянии практически невозможно. В результате этого в следующем цикле деления положение хромосом относительно друг друга в метафазной пластинке сохраняется таким же, как и в предыдущем делении.

Такое объяснение несколько «механистично», но имеет право на существование, так как все эти описанные структуры и связи наблюдаются только в отдельных случаях и на отдельных объектах.

---

[3] Исключением является действительно существующая ассоциация ядрышкообразующих спутничных хромосом.

В решении этих вопросов решающую роль должна сыграть конфокальная микроскопия в сочетании с окраской маркерных участков хромосом (теломеров и центромеров) с помощью гибридизации in situ.

Конфокальная лазерная сканирующая микроскопия (КЛСМ) обладает рядом преимуществ по сравнению с флуоресцентной микроскопией при изучении флуоресцентной метки по методу FISH и GISH при помощи объемной реконструкции на основе серийных оптических срезов. Главное достоинство конфокальной микроскопии — возможность интактного изучения целых клеток, тканей и даже органов, таких как корень, зародыш и др., на оптических срезах. С помощью КЛСМ изучают структурно-функциональную организацию хромосом и хроматина и их конформационные изменения в ходе митоза и мейоза в норме и при различных воздействиях, топографию эу- и гетерохроматиновых сегментов в метафазных хромосомах и в интерфазных ядрах и даже локализацию отдельных фрагментов ДНК и отдельных генов. С помощью специфических флуоресцентных зондов возможно изучение динамики структурно-функциональных изменений хроматина, белков и т. д. в циклирующих и дифференцирующихся клетках (Robert-Nicoud, 1991, и др.).

Главное достоинство конфокальной микроскопии — высокая разрешающая способность оптических систем по глубине резкости препарата и отсюда возможность трехмерной реконструкции микроскопических структур клетки.

Применение автоматических анализаторов изображений для исследования хромосом растений

В настоящее время системы автоматической обработки микроизображений широко применяются в медико-биологических исследованиях, в частности при анализе хромосомных наборов человека, животных и растений. Необходимость проведения многочисленных и трудоемких измерений различных параметров хромосом (длина, центромерный индекс, количество и расположение дифференциально окрашенных сегментов) обусловила создание как простейших программ, служащих только для статистической обработки данных, полученных вручную (Сердитов, 1989; Wetschnig, 1992, и др.), так и сложных дорогостоящих систем типа Magiscan, где анализ кариотипа человека автоматизирован от первого до последнего шага. По данным P. Malet с соавт. (1992), в настоящее время в мире существует около 400 различных моделей компьютерных систем хромосомного анализа, как «фирменных» (например, Magiscan, Metasystems, CHIAS, Imtron, Cytoscan), так и «самодельных». Все эти системы имеют одни и те же основные узлы. Различие систем заключается, во-первых, в технических характеристиках этих узлов, а во-вторых, в программном обеспечении компьютеров.

В отличие от зарубежных исследовательских институтов, в отечественных институтах системы автоматического анализа изображений распространены мало. Дороговизна «фирменных» систем делает их практически недоступными. Нехватку такого оборудования могут восполнить гораздо более дешевые «самодельные» системы. В некоторых случаях «самодельная» система даже предпочтительнее, так как возможны постоянное усовершенствование и коррекция ее программного обеспечения в зависимости от меняющихся объектов, методов и задач хромосомных исследований. Такая программа была создана по техническому заданию сотрудников отдела биосистематики Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Пунина и др., 1994).

При изучении хромосом различных видов растений исследователь, в отличие от клинициста-практика, сталкивается с очень разнородным материалом: с разным числом хромосом, с разным соотношением морфологических типов хромосом, с необходимостью анализа профазных и прометафазных хромосом, а также с трудностью получения достаточного количества удовлетворительных метафазных пластинок. Поэтому, как показал опыт работы, автоматический режим измерений, часто используемый в диагностике хромосомных нарушений у человека, для анализа хромосом растений совершенно не пригоден, и принципиально важным моментом в данном случае является интерактивный режим измерений, когда все измерительные линии наносятся на изображение вручную. Это позволяет оператору-исследователю контролировать и быстро корректировать все этапы анализа.

Использование интерактивного режима работы дает исследователю возможность анализировать как однородно, так и дифференциально окрашенные профазные и метафазные хромосомы растений и животных по привычному для кариологов алгоритму. Требования, предъявляемые к качеству препаратов, в этом случае менее жестки, что весьма существенно тогда, когда бывает трудно получить достаточное количество качественного цитологического материала.

Кроме значительного (в 2—4 раза) увеличения скорости измерений применение специальных компьютерных программ позволяет также хранить, сортировать и сравнивать между собой большое количество информации о хромосомах — микроизображения, идиограммы, кариограммы и таблицы кариотипов, денситограммы отдельных хромосом и их цитологические карты.

Очевидно, что в одном обзоре рассмотреть все накопившиеся за последние годы проблемы кариологии и кариосистематики нереально. Многие оставшиеся вопросы, такие как стандартизация методов описания и измерения кариотипа, определение границ изменения параметров хромосом в митотическом цикле, мейозе и при различных воздействиях и другие предполагается рассмотреть в следующей статье.

В заключение приношу свою благодарность научному сотруднику нашей лаборатории Елизавете Ольгердовне Пуниной за участие в обсуждении рукописи и техническую помощь.

Работа выполнена на средства Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 94-04-13281-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архипов М. В., Соболева О. Ю., Савин В. Н. Цитофотометрическое и цитофлюорометрическое исследование содержания нуклеиновых кислот в первом препрепликативном периоде прорастающих семян ячменя и пшеницы, сформированных при различных температурных режимах // Регуляция клеточного цикла растений. Киев, 1985. С. 130—142.

Богданов Ю. Ф., Иорданский А. Б., Гиндилис В. М. Проблема многонитчатой модели хромосом // Генетика. 1965. Т. 1. № 5. С. 82—100.

Горнунг Е. М., Поляков В. Ю., Ченцов Ю. С. Уровни компактизации ДНК в интерфазных и митотических хромосомах высших растений. 1. Ультраструктура изолированных ядер *Allium сера* в условиях дифференциальной деконденсации хроматина // Цитология. 1986. Т. 28. № 5. С. 483—488.

Гриф В. Г. Действие низких температур на митоз и хромосомы растений // Цитология. 1963. Т. 5. № 4. С. 404—413.

Гриф В. Г. Цитофотометрическое изучение изменения количества ДНК у растений при низкой температуре // Цитология. 1980. Т. 22. № 10. С. 1185—1192.

Гриф В. Г. Применение коэффициента температурной зависимости при изучении митотического цикла у растений // Цитология. 1981. Т. 23. № 2. С. 166—173.

Гриф В. Г., Свешникова Л. И. Закономерности изменения линейных размеров хромосом растений при различной степени спирализации (на примере *Trillium camschatcense* Ker-Gawl.) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 5. С. 636—645.

Гриф В. Г., Соболева Т. И. Изменения морфологии хромосом, вызванные действием внешних условий // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 1. С. 109—112.

Ефимов К. Ф. Биосистематическое исследование видов рода *Vicia* L. центрального Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 19 с.

Захаров А. Ф. Продольная организация митотических хромосом // Теоретические проблемы медицинской генетики. М., 1979. С. 469—483.

Кирьянов Г. И., Поляков В. Ю., Ченцов Ю. С. Биохимический подход к проблеме полинемности хромосом некоторых растений // Докл. АН СССР. 1974. Т. 218. № 2. С. 485—488.

Красников А. А. Библиография отечественной литературы по дифференциальной окраске хромосом растений. Новосибирск, 1989. 27 с.

Монахова М. А. Цитогенетические аспекты пространственной организации интерфазного ядра // Успехи соврем. биол. 1990. Т. 110. № 2. С. 163—179.

Мосолов А. Н. Модель функционирования и укладки ДНК в хромосоме, учитывающая связь генома с мембраной ядра // Генетика. 1968. Т. 4. № 12. С. 135—145.

Навашин М. С. Расположение хромосом в метафазе и динамика ядра // Докл. АН СССР. 1947. Т. 57. № 6. С. 613—616.

Полторацкий В. П., Подгорная О. И. Роль сателлитной ДНК в пространственной организации хроматина в интерфазном ядре // Цитология. 1992. Т. 34. № 2. С. 3—10.

Поляков В. Ю. Сравнительное изучение ультраструктуры хромосом некоторых высших животных и растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1980. 43 с.

Поляков В. Ю., Васин В. И., Ченцов Ю. С. Принципы структурной организации митотических хромосом некоторых высших растений // Цитология. 1969. Т. 11. № 12. С. 1477—1484.

Прокофьева-Бельговская А. А. Гетерохроматические районы хромосом. М., 1986. 431 с.

Пунина Е. О., Александрова Т. В. Объем хромосом и относительное количество ДНК у кавказских представителей рода *Paeonia* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 11. С. 16—23.

Пунина Е. О., Беляев А. А., Паук В. Н. и др. Использование автоматического анализатора изображений для исследования хромосом растений // Цитология. 1994. Т. 36. № 8. С. 888—892.

Раскина О. М., Гриф В. Г. G/R-подобная дифференциальная исчерченность хромосом растений как результат неравномерной конденсации хроматина в митозе // Цитология. 1995. Т. 37. № 1—2. С. 133—136.

Раскина О. М., Родионов А. В. G/R-подобная дифференциальная исчерченность митотических хромосом овсяницы луговой *Festuca pratensis* Huds. и райграса пастбищного *Lolium perenne* L., индуцируемая низкой температурой // Цитология. 1992. Т. 34. № 10. С. 59—64.

Сердитов Н. П. Автоматизация анализа кариотипа на примере *Ranunculus pallasii* Schlecht. // Тез. 2-го совещ. по кариологии растений. Новосибирск, 1989. С. 22.

Соболева О. Ю., Архипов М. В., Савин В. Н. Влияние условий формирования семян на содержание нуклеиновых кислот в меристематических клетках зародыша ячменя // Физиол. и биохим. раст. 1985. Т. 17. № 3. С. 238—243.

Ambros P., Schweizer D. The Giemsa C-banded karyotype of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Proc. 2nd Intern. Sympos. Arabidopsis Res. Frankfurt/Main, 1976. P. 167—171.

Anderson L. K., Stack S.N., Mitchell S. B. An investigation of the basis of a current hypothesis for the lack of G-banding in plant chromosomes // Exp. Cell. Res. 1982. Vol. 138. N 2. P. 433—436.

Appels R., Morgan L. B., Gustafson J. P. Rye heterochromatin. 1. Studies of clusters of the major repeating sequences and the identification of a new dispersed repetitive sequence element // Canad. J. Genet. Cytol. 1986. Vol. 28. N 3. P. 645—657.

Avivi L., Feldman M. Arrangement of the chromosomes in the interphase nucleus of plants // Hum. Genet. 1980. Vol. 55. N 3. P. 281—295.

Banerjee S., Sharma A. K. Cytophotometric estimation of nuclear DNA in different species and varieties of *Agave* // Cytologia. 1987. Vol. 52. N 1. P. 85—90.

Barlow P. W., Vosa C. D. The chromosomes of *Puschkinia libanotica* during mitosis // Chromosoma. 1969. Bd 27. N 4. S. 436—447.

Bennett M. D. Natural variation in nuclear characters of meristems in *Vicia faba* // Chromosoma. 1970. Bd 29. N 3. S. 317—335.

Bennett M. D. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants // Proc. Roy. Soc. London. 1972. B. 181. P. 109—135.

Bennett M. D. The development and use of genomic *in situ* hybridization (GISH) as a new tool in plant biosystematics // Kew chromosome conference IV. Kew, 1995. P. 167—183.

Bennett M. D., Heslop-Harrison J. S., Smith J. B., Ward J. P. DNA density in mitotic and meiotic metaphase chromosomes of plants and animals // J. Cell Sci. 1983. Vol. 63. P. 173—179.

Bennett M. D., Smith J. B. Nuclear DNA amount in angiosperms // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1976. B. 274. N. 933. P. 227—274.

Bennett M. D., Smith J. B. Nuclear DNA amount in angiosperms // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1991. B. 334. N 1271. P. 309—343.

Bennett M. D., Smith J. B., Heslop-Harrison J. S. Nuclear DNA amount in angiosperms // Proc. Roy. Soc. 1982. London. B. 216. N 1203. P. 179—199.

Bennett T. S., Kenton A. Y., Bennett M. D. Genomic in situ hybridization reveals the allopolyploid nature of *Milium montanum (Gramineae)* // Chromosoma. 1992. B. 101. N 4. P. 420—424.

Comings D. E. The rational for an ordered arrangement of chromatin in the interphase nucleus // Amer. J. Human Genet. 1968. Vol. 20. N 5. P. 440—460.

Darlington C. D. The chromosome as a physic-chemical entity // Nature. 1955. Vol. 76. N 4494. P. 1139—1144.

Dhillon S. Nuclear volume, chromosome size and DNA content relationships in three species of *Pinus* // Cytologia. 1980. Vol. 45. N 3. P. 555—560.

Durnam D. M., Gelinas R., Myerson D. Detection of species specific chromosomes in somatic cell hybrids // Somatic Cell Mol. Genet. 1985. Vol. 11. P. 571—577.

Ehrendorfer F. Quantitative and qualitative differentiation of nuclear DNA in relation to plant systematics and evolution // Proteins and nucleic acids in plant systematics. 1983. P. 3—35.

Evans K. J., Filion W. D. The distribution of chromatin in the interphase nucleus of *Zebrina pendula* // Can. J. Genet. Cytol. 1982. Vol. 24. N 5. P. 583—591.

Flannagan T. W., Jones R. N. The influence of some enviromental factors upon the chromosome phenotype in meristematic cells of rye // Cytologia. 1973. Vol. 38. N 1. P. 11—19.

Fuchs J., Pich U., Meister A., Schubert J. Differentiation of field bean heterochromatin by in situ hybridization with a repeated Fok I sequence // Chromos. Res. 1994. Vol. 2. N 1. P. 25—28.

Gill B. S., Pardue M. L. Formation and detection of RNA—DNA hybrid molecules in cytological preparations // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1969. Vol. 63. P. 378—383.

Gimenez-Martin G., Lopes-Saez J. F., Gonsalez-Fernandez A. Quadruple transversal structure of centromere // Experientia. 1963. Vol. 19. N 10. P. 526—527.

Heslop-Harrison J. S., Bennett M. D. Nuclear architecture in plants // Trends Genet. 1990. Vol. 6. N 12. P. 401—405.

Hutchinson J., Seal A. G. A sequential *in situ* hybridization and C-banding technique // Heredity. 1983. Vol. 51. P. 507—509.

Jiang J., Gill B. S. Sequential chromosome banding and *in situ* hybridization // Genome. 1993. Vol. 36. N 5. P. 792—795.

Jiang J., Gill B. S. Nonisotopic *in situ* hybridization and plant genome mapping: the first 10 years // Genome. 1994. Vol. 37. N 5. P. 717—725.

John H. A., Birnstiel M. L., Jones K. W. RNA—DNA hybrids at the cytological level // Nature. 1969. Vol. 223. P. 582—587.

Langer-Sofer P. R., Levine M., Ward D. C. Immunological method for mapping genes on Drosophila polytene chromosomes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1982. Vol. 79. P. 4381—4385.

Lavania U. S., Sharma A. K. An interphase model for mitotic chromosome organisation in eukaryots // Bio Systems. 1981. Vol. 14. N 2. P. 171—178.

Lomakina L. Are chromosomes spatially ordered in the interphase nucleus? // Cell Tissue Kinet. 1989. Vol. 22. N 2. P. 166.

Malet P., Benkhalifa M., Perissel B. et al. Chromosome analysis by image processing in a computerized environment. Clinical applications // J. Radiat. Res. 1992. Vol. 33. Suppl. P. 171—188.

Mello-Sampayo T. Differential polyteny and karyotype evolution in *Luzula*: a critical interpretation of morphological and cytophotometric data // Genetica Iberica. 1961. Vol. 13. N 1-2. P. 1—24.

Mizianty M. Banding patterns in plants chromosomes. I. Current research // Kosmos. 1982. Ser. A. P. 315—324.

Mizianty M. Banding patterns in plants chromosomes. II. Bibliography (1970—1980) — Anthophyta // Acta Soc. Bot. Pol. 1984a. Vol. 53. N 1. P. 111—136.

Mizianty M. Banding patterns in plants chromosomes. II. Bibliography (1970—1980) — Anthophyta. Supplement 1 // Acta Soc. Bot. Pol. 1984b. Vol. 53. N 4. P. 485—487.

Mizianty M. Banding patterns in plants chromosomes. II. Bibliography (1970—1980) — Anthophyta. Supplement 2 // Acta Soc. Bot. Pol. 1985. Vol. 54. N 3. P. 193—194.

Moore G., Devos K., Dunford R. et al. Comparative organization of the cereal genomes // Kew chromosome conference IV. Kew, 1995. P. 109—118.

Nagl W. Condensed interphase chromatin in plant and animal cell nuclei: fundamental differences // Plant. Syst. Evol. 1979. Suppl. 2. P. 247—260.

Narayan R. K. J., Durrant A. DNA distribution in chromosomes of *Lathyrus* species // Genetica (Ned.). 1983. Vol. 61. N 1. P. 47—53.

Navashin M. Chromosomenordung und Chromosomenanomalien in somatischen Metaphasen and ihre Bedeutung für die Theorie der Chromosomenindividualität // Ber. Deutsch. Ges. 1936. Vol. 54. N 4. S. 270—290.

Oud J. L., Mans A., Brakenhoff G. J. et al. Three-dimensional chromosome arrangement of

Crepis capillaris in mitotic prophase and anaphase as studied by confocal scanning laser microscopy // J. Cell Sci. 1989. Vol. 92. P. 329—339.

Pinkel D., Straume T., Gray J. W. Cytogenetic analysis using quantitative, high sensitivety fluorescence hybridization // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1986. Vol. 83. P. 2934—2938.

Price H. J., Bachmann K. DNA content and evolution in the *Microseridinae* // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 3. P. 262—267.

Price H. J., Bachmann K. Mitotic cycle time and DNA content in annual and perennial *Microseridinae (Compositeae, Cichoriaceae)* // Plant Syst. Evol. 1976. Vol. 126. N 3. P. 323—330.

Raina S., Bisht M. S. DNA amount and chromatin compactness in *Vicia* // Genetica. 1988. Vol. 77. N 1. P. 65—77.

Rayburn A. L., Gill B. S. Use of biotin-labeled probes to map specific DNA sequences on wheat chromosomes // J. Hered. 1985. Vol. 76. N 1. P. 78—81.

Rayburn A. L., Gill B. S. Use of repeated DNA sequences as cytological markers // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 4. P. 574—580.

Rees H., Cameron F. M., Hazaricka M. H., Jones G. H. Nuclear variation between diploid Angiosperms // Nature. 1966. Vol. 211. N 5051. P. 828—830.

Robert-Nicoud M. 3-D imaging of nuclear structures by confocal microscopy // Biol. Cell. 1991. Vol. 73. N 3. P. 31a.

Rothfels K., Sexsmith E., Heimburger M., Krause M. O. Chromosome size and DNA content of species of *Anemone* L. and related genera (*Ranunculaceae*) // Chromosoma. 1966. Bd 20. N 1. S. 54—74.

Schwarzacher T., Leitch A. R., Bennett M. D., Heslop-Harrison J. S. In situ localization of parental genomes in wilde hybrid // Ann. Bot. 1989. Vol. 64. N 3. P. 315—324.

Steffensen D. Divalent metals in the structure of chromosomes // The Cell Nucleus. Cambridge, 1960. P. 216—221.

Tanaka N. Studies on chromosome arrangement in some higher plants. III. *Haplopappus gracilis* (2n=4) and *Crepis capillaris* (2n=6) // Cytologia. 1981. Vol. 46. P. 545—559.

Van't Hof J. Relationships between mitotic cycle duration, S-period duration and average rate of DNA synthesis in the root meristem cells of several plants // Exper. Cell Ress. 1965. Vol. 39. N 1. P. 48—58.

Van't Hof J., Sparrow A. H. A relationships between DNA content, nuclear volume and minimum cycle time // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1963. Vol. 49. N 6. P. 897—902.

Werry P. A. Th. J., Stoffelsen K., Engels F. M. et al. The relative arrangement of chromosomes in mitotic interphase and metaphase in *Haplopappus gracilis* // Chromosoma. 1977. Bd 62. N 1. P. 93—101.

Wetschnig W. CHROM, a new computer program for the presentation of data in chromosome morphology // Phyton. 1992. Vol. 31. P. 251—256.

Wolf S. L., Martin P. G. The ultrastructure and strandedness of chromosomes from two species of *Vicia* // Exper. Cell Res. 1968. Vol. 50. N 1. P. 140—150.

**Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург**

Получено 16 VII 1996

SUMMARY

The present problems of karyology and karyosystematics such as DNA amount in different higher plant taxa and «C-paradox», the potentials of these data in karyosystematics, chromosome morphology variations during morpho- and onthogeneses and under different influences, the mechanism of such variations are considered in the present review. A role of eu- and heterochromatic chromosome bands in karyosystematics and mechanisms of differential staining of such bands are discussed. The potentials of GISH-method in plant caryology and karyosystematics are shown. The mechanisms which determine the chromosome position in interphase nucleus and during cell division are considered as well. Finally, application of analysis systems and advantage of interactive regime in the computer programs of chromosome analysis are considered.

УДК 581.48:582.579.2

© Г. Г. Оганезова

СТРУКТУРА СЕМЕНИ НЕКОТОРЫХ ИРИСОВЫХ В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ, ГЕОГРАФИЕЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ СЕМЕЙСТВА *IRIDACEAE*. I. ПОДСЕМЕЙСТВА *NIVENIOIDEAE* И *IRIDOIDEAE*[1]

G. G. OGANEZOWA. THE SEEDS STRUCTURE OF SOME *IRIDACEAE* IN CONNECTION WITH THEIR SYSTEMATICS, GEOGRAPHY AND PHYLOGENY. I. SUBFAMILIES *NIVENIOIDEAE* AND *IRIDOIDEAE*

По результатам исследования структуры семени предложен вариант решения некоторых систематических проблем ирисовых. Обоснована необходимость признания 3 равноценных групп родства (проблемы иксиевых и рода *Isophysis* не обсуждаются): подсемейств родов *Nivenioideae* (включающем, наряду с *Nivenia* и другими древесными ирисовыми, и род *Patersonia*), *Sisyrinchioideae* и *Iridoideae*. Обсуждаются некоторые систематические проблемы в подсем. *Iridoideae*, в частности включение рода *Cypella* в состав трибы *Mariceae*. Обнаружение слабо дифференцированного зародыша в роде *Patersonia* является еще одним аргументом в пользу включения ирисовых в надпорядок *Lilianae* sensu Oganezowa (1989). Отмечено, что настоящих меланинов у изученных ирисовых нет, хотя в этих подсемействах наряду с настоящими флобафенами встречаются другие типы дубильных веществ.

Основными проблемами семейства ирисовых являются его объем, родство и систематика. В связи с объемом семейства объектом спора являются роды *Geosiris*, *Campynema*, *Campynemanthae*. Их или включают в состав ирисовых (Huber, 1969; Takhtajan, 1980; Goldblatt, 1990; Thorne, 1992), или же выделяют в самостоятельные семейства *Geosiridaceae* (Dahlgren, Clifford, 1982; Schulze, 1983; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987) и *Campynemaceae* (Dahlgren et al., 1985; Dahlgren, Lu, 1985; Thorne, 1992). Иногда роды *Campynema* и *Campynemanthae* включаются в состав других семейств, например, мелантиевых (Тахтаджян, 1987).

Особый интерес вызывает проблема родства ирисовых. Ранее она решалась в пользу большого родства ирисовых и амариллисовых, в сравнении с более удаленными от них лилейными (Bentham, Hooker, 1883; Pax, 1888; Tieghem, 1906). Однако это мнение изменилось в связи с более узким пониманием лилейных, восходящим еще к работам J. P. Lotsy (1911) и получившее признание у многих систематиков после публикации работы H. Huber (1969). Многие современные авторы сближают сем. *Iridaceae* с лилейными в узком смысле, колхиковыми и мелантиевыми, тогда как семейство амариллисовых относят в иную, достаточно отдаленную группу родства (Huber, 1969; Шнеер, 1983; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987; Оганезова, 1989).

Однако главным предметом дискуссий в связи с ирисовыми является систематика — взаимоотношение таксонов в семействе, объемы и систематическое положение некоторых родов (Goldblatt, 1990, 1991). Это послужило основной причиной настоящего исследования. Еще одним поводом к работе явилась структура зародыша ирисовых. Ранее (Оганезова, 1993) было отмечено, что ирисовые отличаются от других крупных, широкоареальных родственных семейств, например, мелантиевых, очень однообразной структурой зародыша, что мало характерно для других таксонов родства сем. *Liliaceae*.

Завязь у всех ирисовых, кроме рода *Isophysis*, нижняя, 3-гнездная, с центрально-

---

[1] Статья подготовлена к печати при поддержке Фонда Дж. Сороса.

угловой плацентацией многочисленных семязачатков. Структуру завязи и плода я исследовала только у некоторых видов родов *Iris*, *Crocus*, *Gladiolus*, *Belamcanda*, *Libertia*, *Lapeirousia*.[2] Септальные нектарники, по данным E. Daumann (1970), характерны примерно для половины изученных мною родов, в их числе роды *Romulea*, *Crocus*, *Ixia*, *Lapeirousia*, *Freesia*, *Babiana*, *Gladiolus*. У изученных видов *Gladiolus* это лишь небольшие участки в перегородках завязи близ колонки; у родов *Crocus* и *Lapeirousia* септальные нектарники расположены в колонке завязи — латеральные участки плодолистиков, граничащие с маргинальными, не срастаются; у рода *Belamcanda*[3] железистый эпителий покрывает маргинальные участки плодолистиков — образуется секреторный канал в колонке завязи; у родов *Iris* и *Libertia* септальные нектарники отсутствуют.

Зрелый плод ирисовых — локулицидная коробочка. Разрыву медианного шва в гнезде завязи способствует формирование отделительной ткани. Определенная специфика в структуре стенки завязи отмечена только у видов рода *Iris*: наружные 5—6 слоев оболочки плода составлены колленхимой, остальные слои паренхимные, их клетки в зрелом состоянии частично сжимаются или разрушаются. У видов родов *Gladiolus* и *Belamcanda* в зрелом плоде лучше всего сохраняются наружная и выстилающая эпидермы, остальные слои сжимаются или разрушаются. У видов рода *Crocus* ткани плода сохраняются лучше, чем у видов *Gladiolus*, у них в паренхиме есть клетки с коричневым содержимым. У видов *Libertia grandiflora* и *L. ixioides* стенка плода более многослойная (20—22 слоя), чем у остальных изученных видов рода (12), с чем, вероятно, связано формирование *L. grandiflora* и *L. ixioides* полусочных плодов.

Ирисовые эмбриологически и анатомически более или менее изучены (Brandza, 1891; Netolitzky, 1926; Nagy, 1927; Schnarf, 1931; Каменский, 1931; Martin, 1946; Guignard, 1962; Савченко, Комар, 1965; Davis, 1966; Lakshmanan, Philip, 1971; Steyn, 1973; Яковлев, Соколовская, 1978; Venkateswarlu et al., 1980; Поддубная-Арнольди, 1982; Немирович-Данченко, 1985), так что существует «средний образ» (без учета крайних форм (выражение F. Netolitzky, 1926)) для семязачатка и структуры семени в семействе. Семязачаток ирисовых анатропный, красси- и тенуинуцеллятный, с 2 интегументами, на поверхности наружного интегумента встречаются устьица, есть обтуратор. Семязачатков обычно много, редко — несколько или 1. Зародышевый мешок образуется по Polygonum-типу, эндосперм нуклеарный, при созревании приобретает твердость, даже костенеет. В созревающем и зрелом семени сохраняются оба интегумента, наружный обычно разрастается, в его тканях встречаются рафиды.[4] Семена пигментированы флобафенами. В наружном интегументе развивается 1 или несколько слоев паренхимы с окрашенным содержимым. Сохранность внутреннего интегумента у разных родов различна. Зрелое семя у видов некоторых родов может быть снабжено ариллоидом, есть роды, семена которых имеют летучку. Согласно работе Е. С. Смирновой (1965), у ирисовых объемы эндосперма и зародыша примерно равны, либо зародыш крупнее эндосперма. Следует отметить, что структура семени и особенно семенной кожуры изучены недостаточно. Более или менее последовательные данные приведены в работе Huber (1969). Он ввел понятие «липидного слоя» для клеток внутренних слоев тесты, окрашенных флобафенами. Слабая изученность и отсутствие системного подхода к исследованию такого важного и систематически значимого признака как структура семени отражаются и в общей сводке Е. Н. Немирович-Данченко (1985). Есть работы по кариологии ирисовых, в последние годы появилось множество работ по другим аспектам морфологии (Lewis, 1954; Родионенко, 1961; Schulze, 1971; Погосян, 1981; Vos, 1982; Rudall, 1983; 1986, 1990, 1991a,b,

---

[2] Поскольку плоды изучались на ограниченном материале, я предлагаю лишь общие данные по их структуре для всего семейства.

[3] Г. И. Родионенко (1961) и E. Daumann (1970) для рода *Belamcanda* указывают лепестковые нектарники.

[4] P. Coldblatt с соавт. (1984), изучившие листья ирисовых, отметили наличие стилодиев, а не рафид, и считают это специфическим признаком семейства.

1993; Rudall et al., 1984; Rudall, Burns, 1989; Rudall, Goldblatt, 1993; Rudall, Mathew, 1993). Работы P. Rudall (в том числе с соавторами) особенно интересны, в них разрабатываются принципы использования структуры листа ирисовых в целях систематики.

Материал и методика

В настоящей работе предложено описание структуры семени некоторых видов следующих родов: *Patersonia* R. Br., *Sisyrinchium* L., *Solenomelus* Miers., *Libertia* Spreng., *Dietes* Salisb. ex Klatt, *Belamcanda* Adans., *Homeria* Vent., *Iris* L. (включая *Juno* Tratt., *Iridodictyum* Rodion.), *Ferraria* Burm. ex Mill., *Gynandriris* Parl., *Neomarica* Sprague, *Cypella* Herb., *Tigridia* Juss. Изучение семени у родов *Iris* и *Belamcanda* проведено в развитии. Материалом послужили образцы семян, взятые в гербариях ERE, LE, присланные по обменным каталогам семян (делектусам), собранные в природе или взятые из коллекции Ботанического сада Института ботаники Национальной академии наук республики Армения (Ереван). Адреса делектусов и этикетки цитируются в тексте. В работе применялась обычная методика анатомических исследований.

Результаты исследований

Patersonia. Олиготипный род (около 20 видов).[5] виды которого сосредоточены в Австралии, на Калимантане, Суматре, Новой Гвинее (Geerinck, 1974; Cooke, 1986; Jessop, Toelken, 1986). Это многолетние травы с подземным корневищем, похожим на клубнелуковицу, с древеснеющими и обладающими вторичным ростом корнями (Rudall, 1986, 1991a). Обитают на сырых пустошах, вдоль побережий, среди кустов, в лесах, часто среди скал, в горах покрытых сосной, на бедных сухих почвах (Rotherdam, 1968). Изучен *P. lanata* R. Br. var. *latifolia* (LE; Nova Holland, Presq).

Семена черные, конические, слегка сплюснутые вдоль длинной оси, небольшие (0.3 × 0.15 см), без ариллоида. В тесте выделяется экзотеста, составленная радиально вытянутыми и заполненными флобафенами клетками с утолщенными стенками (особенно антиклинальными) (рис. 1, *А*). Остальные 5—6 слоев тесты состоят из отжатых некрупных клеток с флобафеновым содержимым. Эндотеста выделяется только изодиаметрической формой клеток (на продольном срезе). Оба слоя тегмена построены из небольших тангенциально удлиненных клеток с равномерно утолщенными стенками, также с флобафенами. Наружная и межинтегументальная кутикулы тонкие, подстилающая — более толстая. Эндосперм немногослойный, клеточные стенки его утолщены, с порами. Зародыш очень мелкий, его длина равна приблизительно 1/5 длины семени, не дифференцированный (рис. 2, *А*). В тесте сохраняются остатки проводящего пучка, в рубчике — остатки нуцеллуса.

Sisyrinchium. Большой (около 80 видов) род с ареалом главным образом в Северной Америке и Андах Южной Америки. Обитает по берегам озер, на сухих или заболоченных лугах, эродированных почвах, близ дорог. Изучены чилийский *S. striatum* Sm. (Бельгия, Антверпен); североамериканские *S. carolinianum* Bicknell (LE; N 6796, Rich woods at base of Lookont Mts., near Rising Fawn, Georgia, USA, 29 V 1901, A. H. Curtiss); *S. montanum* Greene (LE; Rossia subcarpathica, Marmaros, ad vicim in silvis caeduis in valle Studenec ad dukesina, ca 450 m. s. m., 5 VII 1931, Margittal. Последний вид широко натурализовался в Евразии, Австралии и Новой Зеландии (Geerinck, 1974; Цвелев, 1979; Ingram, 1980; Cooke, 1986).

Семя уплощенное, мелкое (0.1—0.2 × 0.2 см), в плане треугольное, иногда с закругленными ребрами, коричневое или черное. Структура семенной кожуры у *S. carolinianum* и *S. striatum* очень сходная, тогда как у *S. montanum* несколько отличается. У первых 2 видов экзотеста составлена прямоугольными, узкими, тангенциально ориентированными, содержащими флобафены клетками с развитыми утолщениями клеточных стенок. Мезотеста из 4 слоев очень рыхлой тонкостенной паренхимы, клеточные полости которой могут быть заполнены коричневым веществом. Эндотеста слегка выделяется более или менее прямоугольной формой клеток. Экзотегмен из узких, сильно сжатых, почти незаметных клеток. Эндотегмен из крупных клеток с дугообразно выгнутыми стенками. Внутренние стенки, пропитанные флобафенами, по характеру своих утолщений напоминают септированные волокна. Кутикулы тонкие. Эндосперм немногослойный, его клетки толстостенные, с порами (рис. 1, *Б*). У *S. montanum* теста 3-слойная, лишена флобафенов, но в ее клеточных полостях скапливаются сферические частички темно-коричневого цвета. Тегмен сильно смят, образует темную, почти черную полосу под тестой, в которой можно различить сильно сжатый экзотегмен и типичный для рода эндотегмен с коричневыми дубильными веществами. Зародыш линейный, осевой, немного короче оси семени, дифференцирован на меристемы корешка, почечки и прокамбиальный тяж семядоли (рис. 2, *Б*).

---

[5] Основные сведения по объему родов, их экологии, жизненным формам, распространению приводятся согласно работам R. Dahlgren с соавт. (1985), P. Goldblatt (1990, 1991), Г. Г. Оганезовой (1991). Другие источники цитируются в тексте.

Libertia. Небольшой (9 видов) род из восточной Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Новой Гвинеи, Южной Америки (Чили) (Geernick, 1974). Характерные местообитания — леса, субальпийские лужайки, сырые луга, обочины дорог (Ewart, 1930; Cooke, 1986). Rudall (1986) обнаружила сходство в структуре листа у этого рода с близким родом *Diplarhena*, а также с более отдаленными родами *Patersonia, Isophysis* и *Orthrosanthus.* Изучены австралийско-новозеландские виды *L. pulchella* Spreng. (LE; Ex. Herb. Hook., Herb. Tasmana, Coll. R. C. Gunn.); *L. ixioides* Spreng. (LE; Ex. Herb. Hook. 1856, Herb. Nov. Zeyland, Coll. Df., Великобритания, Ливерпуль); *L. grandiflora* Sweet (LE; Австралия, cult. in H. B. Petropolit. 1837, C. A. Meyer), а также чилийский *L. formosa* R. Grah. (Испания, Барселона).

Семена мелкие (0.15—0.2 см в диам.), почти шаровидные или слабо вытянутые, красновато- или темно-коричневые. У *L. ixioides* на семени сохраняется перепончатый остаток семяножки. Структура спермодермы у изученных видов довольно сходная, но есть небольшие различия. Клетки экзотесты некрупные, прямоугольные с развитыми утолщениями периклинальных стенок, у *L. formosa, L. ixioides* они заполнены коричневым содержимым, у *L. grandiflora* (и у одного из образцов *L. ixioides*) пигментированы только клеточные стенки этого слоя, у *L. pulchella* экзотеста лишена пигментов. Мезотеста 1—2-слойная, довольно сжатая паренхима, которая у *L. grandiflora* более крупноклеточная, чем у остальных видов. Эндотеста хорошо выделяется, ее тангенциально вытянутые клетки у *L. formosa, L. ixioides, L. grandiflora* заполнены дубильными веществами. Клетки экзотегмена узкие, сильно сжатые. Эндотегмен сохраняется очень хорошо, флобафены в клеточной полости и в утолщениях стенок есть только у *L. pulchella.* У *L. formosa* утолщения окрашены в желтый цвет. 2 вида лишены пигмента в тегмене. Утолщение внутренней клеточной стенки клеток эндотегмена неравномерное, но неравномерность менее выражена в сравнении с таковой у видов *Sisyrinchium.* Кутикулы, за исключением подстилающей — тонкие. Эндосперм немногослойный, его клетки с пористым утолщением клеточных стенок (рис. 1, *В*). Зародыш осевой, линейный, равен 1/3 длины семени, дифференцирован на меристемы корешка, почечки и прокамбиальный тяж семядоли.

Solenomelus. Олиготипный (2 вида) род из Чили и Аргентины. Конкретные местообитания видов рода нам не известны, но это обитатели Анд. Изучен *Solenomelus* s. p. (Великобритания, Ливерпуль).

Семена округлые, небольшие (0.17 см в диам.), светло-коричневые. Экзотеста из узких тангенциально-ориентированных клеток, почти лишенных клеточной полости из-за значительного утолщения наружной клеточной стенки. Мезотеста 2-слойная,

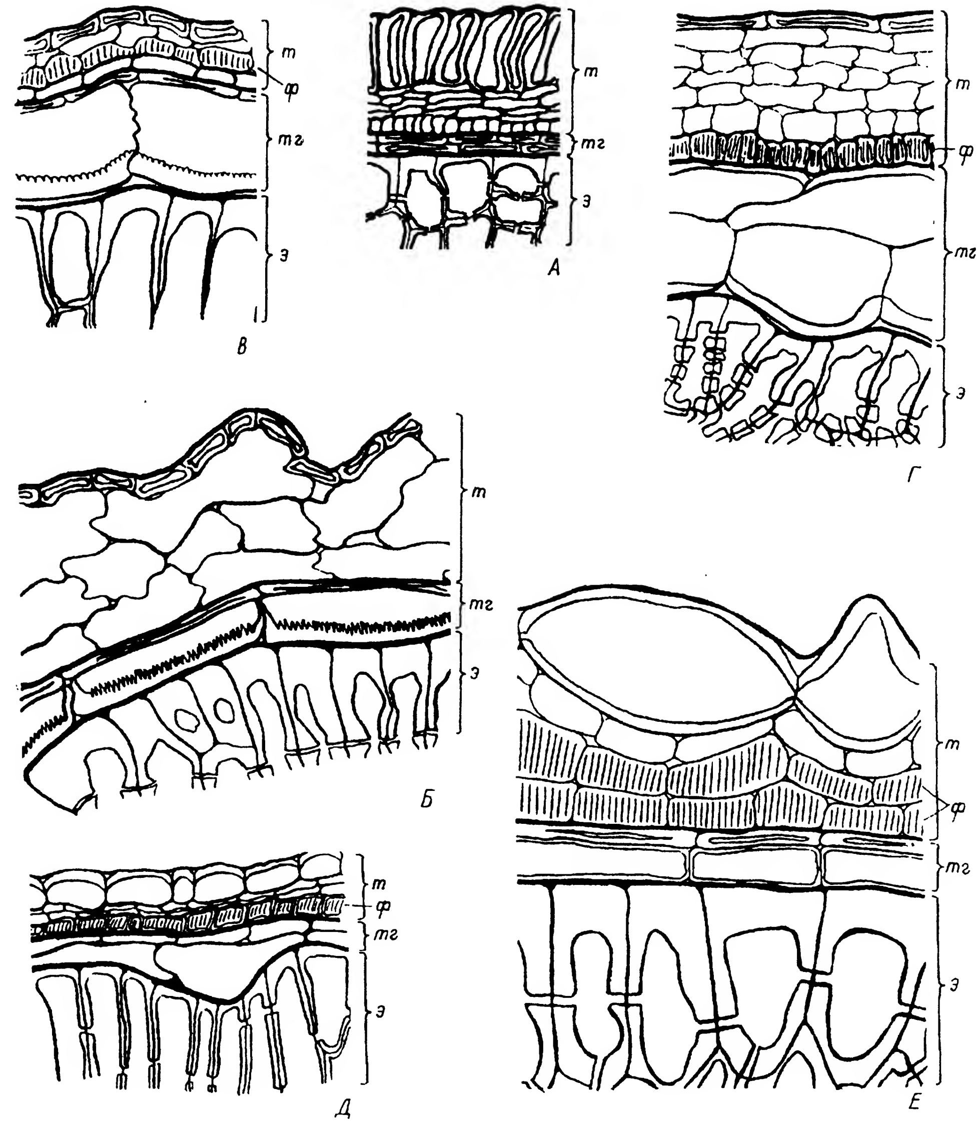


Рис. 1. Схематическое изображение анатомической структуры покровов зрелого семени некоторых ирисовых.

А — Patersonia lanata var. *latifolia*, *Б — Sisyrinchium striatum*, *В — Libertia grandiflora*, *Г — Dietes iridoides*, *Д — Gynandriris simulans*, *Е — Iris reticulata*, *Ж — Belamcanda chinensis*, *З — Ferraria undulata*, *И — Neomarica northiana*, *К — Cypella paludosa*, *Л — Tigridia pavonia*. *А—Д, Ж—К* — × 140; *Е, Л* — × 280. *м* — масло, *т* — теста, *тг* — тегмен, *э* — эндосперм, *ф* — флобафены.

из сжатых клеток. Клетки эндотесты различимы только в тех участках, где теста лучше сохраняется. Тегмен по структуре очень близок к таковому у видов *Sisyrinchium*. Кутикулы тонкие. Эндосперм довольно многослойный, его наружный слой выделяется особенно значительным утолщением клеточных стенок. Зародыш осевой, в апексе слегка изогнутый, равен 2/3 диаметра семени. Дифференцированы меристема корешка, почечка со сформированным конусом нарастания, прокамбиальный тяж семядоли.

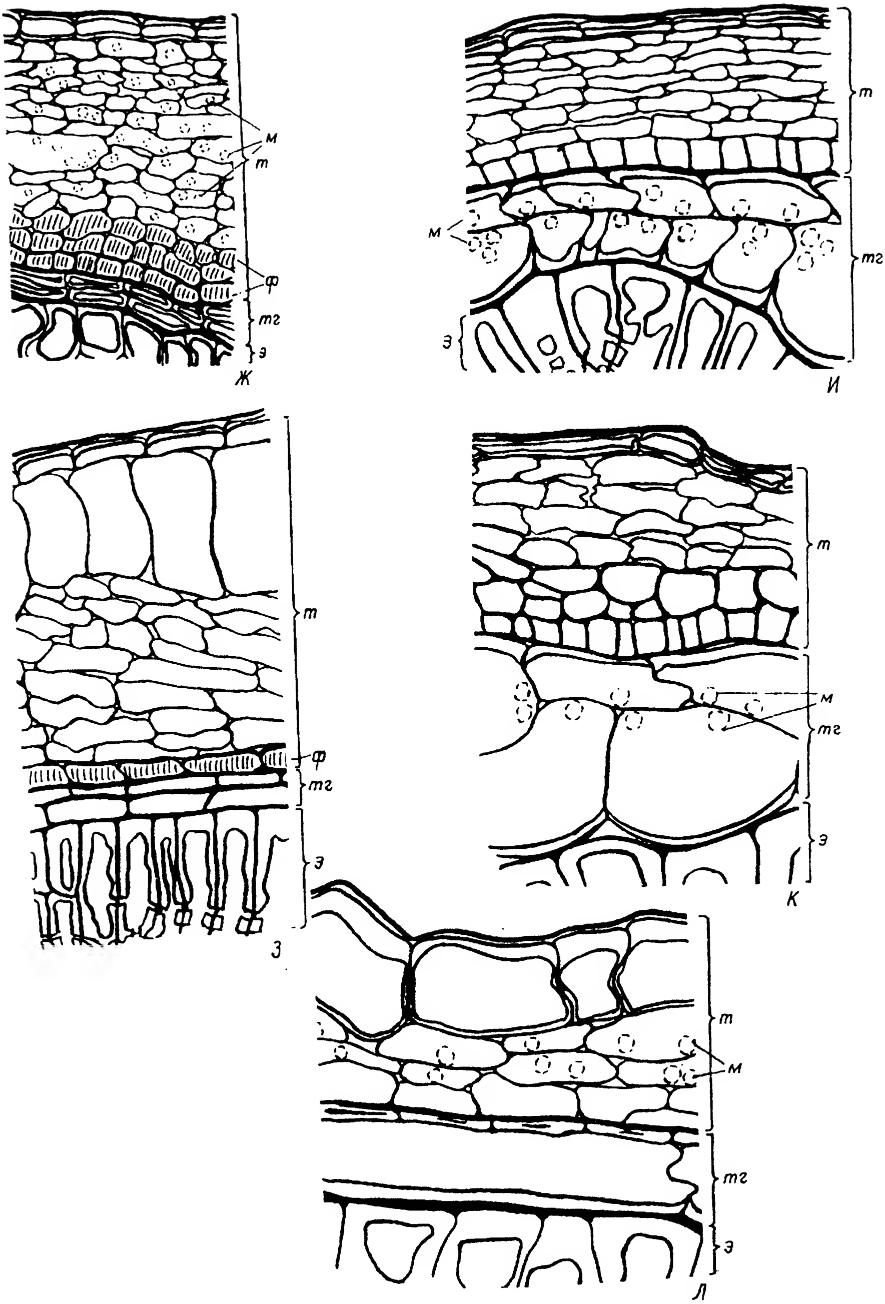


Рис. 1 (*продолжение*).

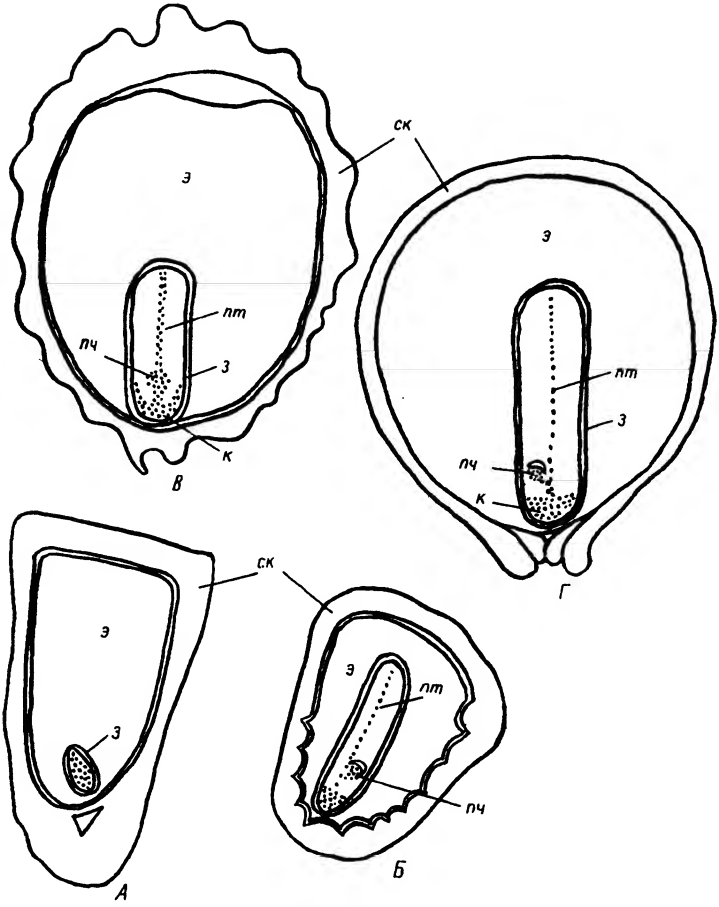


Рис. 2. Схематическое изображение среза семени с зародышем некоторых ирисовых.

А — *Patersonia lanata* var. *latifolia*, *Б* — *Sisyrinchium striatum*, *В* — *Iris caucasica*, *Г*— *Belamcanda chinensis*. *з* — зародыш, *к* — зародышевый корешок, *пт* — прокамбиальный тяж семядоли, *пч* — почечка зародыша, *ск* — семенная кожура, *э* — эндосперм. *А—Б*, *Г* — × 2.5; *В* — × 1.5.

Dietes. Олиготипный (6 видов) род, самостоятельность которого после работ Goldblatt (1981a) и Rudall (1983) практически не оспаривается. Большая часть видов распространена в Восточной и Южной Африке, 1 вид — в Австралии.[6] Goldblatt (1976, 1981a, 1990) считает этот род самым примитивным в трибе *Irideae*, анцестральной формой родов *Iris*, *Moraea* и близких к первому евразийских родов *Hermodactylis*, *Belamcanda* и др., а также африканских родов *Ferraria*, *Galaxia*, *Homeria* и др. Он находит, что у этого рода есть сходство с новосветскими родами *Neomarica*, *Trimezia* (Goldblatt, 1981a; Rudall, 1983). В более поздней работе Goldblatt (1991) подчеркивает особую близость родов *Dietes*, *Iris* и комплекса родов, родственных последнему, выделяя их в подтрибу *Iridinae*, тогда как роды *Moraea*, *Homeria* и др. объединяются им в подтрибу *Homeriinae*. У всех видов рода *Dietes* сходные местообитания — тенистые леса, лесные опушки, берега ручьев и другие сырые места. Подземная часть представлена многолетним корневищем. Изучен типовой (Barnard, Goldblatt, 1975) вид *Dietes iridoides* (L.) Sweet (Мозамбик, Мапуту; Германия,

---

[6] D. Geerinck (1974) приводит *Dietes* для Нового Южного Уэльса, Австралия, тогда как Goldblatt (1981a), так же как многие другие, указывает только о-в Лорд Хау, расположенный восточнее Австралии.

Вюрцбург; Финляндия, Оулу), ареал которого почти совпадает с ареалом рода в Африке.

Семена многогранные, с одной закругленной гранью, довольно крупные (0.5 × 0.4 см), темнокоричневые, почти черные. Экзотеста состоит из прямоугольных клеток со слегка выпуклой, утолщенной наружной стенкой, внутренняя стенка менее утолщена, антиклинальные стенки извилистые, клеточные полости заполнены коричневым веществом. Мезотеста состоит из 5—6 слоев паренхимных клеток; эндотеста — из почти изодиаметрических клеток, заполненных коричневым веществом, с незначительным утолщением стенок; экзотегмен — из довольно крупных клеток с утолщенной наружной стенкой; эндотегмен — из крупноклеточной бесцветной паренхимы с выпуклой в сторону эндосперма, утолщенной внутренней стенкой, что вызывает небольшую руминацию эндосперма. Кутикулы тонкие, наружная немного толще остальных. Эндосперм довольно многослойный из толстостенных клеток с пористыми стенками (рис. 1, *Г*). В халазальной части сохраняются остатки нуцеллуса. Зародыш немного латерально сдвинут, по длине равен 1/2 диаметра семени, дифференцирован так же, как зародыш *Solenomelus*.

Homeria. Южноафриканский, довольно большой (30 видов) род с центром видообразования на западе Капской области, главным образом в поясе прибрежных гор, а также в соседних с ними районах зимних дождей со средиземноморским типом климата. Это корневищные ядовитые растения. Виды рода произрастают на склонах гор, глинистых, песчаных почвах, иногда болотах. Род близок к *Moraea* (Goldblatt, 1981b,c; 1991). Более упрощенная структура его цветка в сравнении с таковой у *Moraea* считается (Goldblatt, 1991; Rudall, Goldblatt, 1993) результатом редукции, связанной с различиями в стратегии опыления у этих родов. Изучен *H. collina* Vent. (Италия, Триест), приуроченный к песчаным почвам.

Семена довольно крупные (0.5 × 0.2 см), темно-красные, 3-гранные с одной закругленной гранью. В прямоугольных клетках экзотесты утолщены периклинальные стенки, антиклинальные — слегка извилистые, клеточные полости заполнены коричневыми флобафенами. Наружные 2—3 слоя мезотесты составлены крупными клетками, которые местами разрушаются с образованием полостей. Остальные 2—3 слоя мезотесты и неотличимая от них эндотеста составлены мелкими клетками, заполненными коричневым содержимым. Тегмен выделяется крупноклеточностью. Клеточные стенки обоих его слоев более или менее утолщены, внутренняя стенка эндотегмена слегка впячивается в эндосперм. Кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный, его клетки со значительными пористыми утолщениями стенок. Зародыш линейный, осевой, с длиной, равной 1/2 длины семени, дифференцирован на меристемы корешка, почечки и прокамбиальный тяж семядоли.

Gynandriris. Олиготипный (9 видов), главным образом южноафриканский род. 2 его вида встречаются в Средиземноморье и на Среднем Востоке (Webb, 1980; Mill, 1984; Goldblatt, 1990). Г. И. Родионенко (1961), восстановивший этот род, ограничивает его только средиземноморскими видами. Согласно работам Goldblatt (1981b, 1991), род близок к *Moraea*.

Подземная часть представлена ежегодно отмирающим клубнем. Местообитания варьируют от влажных до более или менее сухих, открытых мест. Изучены средиземноморский вид *G. sisyrinchium* (L.) Parl. (Туркмения, Ашхабад) и южноафриканский *G. simulans* (Baker) R. C. Forster (Германия, Берлин, коллекция Г. Хорста).

Семена продолговатые, небольшие (0.4 × 0.2 см), желто- или красновато-коричневые, иногда с выраженным рафе, с носиками у микропиле и халазы. Goldblatt (1991) описывает их как продолговато-шаровидные. Экзотеста составлена почти изодиаметрическими клетками с утолщенной выпуклой наружной стенкой и флобафенами в клеточных полостях. Мезотеста из 2 слоев мелких, сжатых паренхимных клеток. Эндотеста из заполненных флобафеном клеток с несколько утолщенными стенками. Экзотегмен из небольших узких клеток с незначительно утолщенной наружной стенкой, эндотегмен из более крупных, но неравномерно развитых клеток, что вызывает руминацию эндосперма, с незначительным утолщением внутренней клеточной стенки (рис. 1, *Д*). Наружная кутикула толстая, внутренние — тонкие. В халазальной части семени сохраняются остатки нуцеллуса. Структура эндосперма и зародыша не отличается от таковой у *Dietes iridoides*, но зародыш занимает осевое положение. *Gynandriris sisyrinchium* отличается от *G. simulans* меньшими размерами клеток эндотегмена и потому меньшей руминацией эндосперма.

Iris s. l. Объем рода *Iris* является предметом давних дискуссий. Большинство систематиков понимают род широко (Pax, 1888; Diels, 1930; Gustafsson, Wendelbo, 1975; Webb, Chater, 1980; Ахвердов, Мирзоева, 1982; Mathew, 1984; Dahlgren et al., 1985; Шнеер, 1990) и включают в его состав роды *Iridodictyum*, *Xiphium*, *Juno*, признаваемые Родионенко (1961, 1994) в качестве самостоятельных. Goldblatt (1990) считает, что филогения *Iris* s. l. нуждается в особо тщательном изучении и вопрос об его объеме остается открытым. Для решения этого вопроса делаются попытки использовать анатомические признаки (Qu-gen Wu, Cutler, 1985; Rudall, Mathew, 1993).

Ирисы распространены по всему северному полушарию, но Западная Азия, безусловно, — самый значительный центр видового многообразия рода. Местообитания ирисов очень разнообразны, это как сухие, так и достаточно влажные, даже болотистые места. Подземная часть у видов из рода *Iris* s. str. представлена многолетним корневищем, тогда как для видов, иногда выделяемых в роды *Iridodictyum* и *Juno*, характерна подземная луковица. Изучены *I. reticulata* Bieb. (= *Iridodictyum reticulatum* Rodion.), *I. caucasica* Hoffm. (= *Juno caucasica* Klatt), *I. iberica* Hoffm. subsp. *lycotis* (Woronow) Takht., *I. aphylla* L., *I. acutiloba* C. A. Mey., *I. iberica* Hoffm. subsp. *elegantissima* (Sosn.) Fedor. et Takht., *I. paradoxa* Stev., *I. spuria* L. subsp. *demetrii* (Akhv. et Mirz.) Akhv. et Mirz.[7] Все образцы собраны автором из естественных местообитаний на территории Армении и Нахичеванской автономной республики (Азербайджан), а также взяты из коллекции Ботанического сада Института ботаники НАН РА, Ереван.

Семязачаток анатропный, крассинуцеллятный с обтуратором. Нуцеллус дифференцирован на радиально вытянутые клетки эпидермы и основную ткань, он быстро разрушается. Наружный интегумент у большинства изученных видов составлен 6—7 слоями (у меньшинства — 4—5) крупных, почти изодиаметрических или прямоугольных клеток, внутренний — из 2 слоев узких, мелких клеток. В процессе созревания семени происходит усиленное разрастание тесты в халазальной части с образованием ариллоида. Число слоев тесты увеличивается до 15—20 (у *I. reticulata* теста остается 4—5-слойной). Развиваются утолщения клеточных стенок экзотесты, разрастается мезотеста, ее клетки заполняются зернистым содержимым. Эндотеста более мелкоклеточная. Клетки тегмена немного разрастаются.

В дозревающем семени экзотеста составлена овальными клетками с незначительным утолщением стенок и флобафенами в клеточных полостях; мезотеста также из крупных овальных клеток. Наружные 7—12 слоев мезотесты очень рыхлые, с большими межклетниками, зернистое содержимое исчезает, отдельные клетки содержат флобафены. Внутренние 1—2 слоя и эндотеста составлены небольшими, почти изодиаметрическими, плотно сомкнутыми клетками, стенки которых пигментированы флобафенами. В тегмене клеточные стенки утолщены незначительно. Кутикулы тонкие, у *I. reticulata* — довольно толстые. Эндосперм мощный, многослойный, его клетки с очень утолщенными, пористыми клеточными стенками.

Зрелые семена изученных видов довольно крупные (0.35—0.8 × 0.28—0.5 см), слаборебристые, коричнево-бурые, красновато-коричневые или желтовато-коричневые с бесцветным мягким ариллоидом (описания семян ирисовых приведены в монографии Родионенко (1961)). В зрелом семени сохраняется та же структура, что и в дозревающем, но у *I. spuria* subsp. *demetrii* клетки экзотесты теряют содержимое, их наружная стенка почти смыкается с внутренней. Все клетки мезотесты также теряют содержимое, теста приобретает ровный, светло-коричневый цвет, и только эндотеста выделяется более интенсивной окраской. Структура тегмена и эндосперма не меняется (рис. 1, *Е*). Ткань ариллоида отличается от тканей тесты. Его эпидерма составлена радиально вытянутыми клетками с крупнопористыми утолщениями клеточных стенок. Такие же клетки-гидроциты составляют следующие 2—3 внутренних слоя ариллоида, остальная паренхима не отличается от паренхимы мезотесты. Гидроциты в семени обнаружены также у видов *Alstroemeria* (Huber, 1969; Оганезова, 1990), у других представителей родства лилейных таковых не было. По данным Родионенко (1961), ариллоид у одних ирисов ослизняется, у других нет. У изученных видов ариллоид неослизняющийся. Обнаружение в ариллоиде гидроцитов дает основание предполагать его активную роль в набухании семени — ткань ариллоида является непосредственным продолжением тканей тесты.

---

[7] Синонимика и цитация авторов приводится согласно работе А. А. Ахвердова и Н. В. Мирзоевой (1982).

Зародыш осевой, линейный, по длине равен 1/2 диаметра семени, дифференцирован на меристемы корешка, почечки, прокамбиальный тяж семядоли (рис. 2, *В*).

Belamcanda. Монотипный род из Восточной и Юго-Восточной Азии (Индокитай, Китай, Япония). Его единственный вид *B. chinensis* (L.) DC. (коллекция Ботанического сада Института ботаники НАН РА, Ереван) — это корневищные травы, обитатели песчаных лугов близ моря (Федченко, 1935).

Семязачаток анатропный, на высокой плаценте, покрытой железистым эпителием. Наружный интегумент 5-слойный, внутренний — 2-слойный, в микропиле — 3-слойный. Нуцеллус мощный, даже в микропилярной части 2—3-слойный, в халазальной — многослойный. В процессе созревания число слоев тесты достигает 16. Экзотеста составлена изодиаметрическими клетками с развитым утолщением периклинальных стенок, полость клеток заполнена коричневым, почти черным содержимым. Мезотеста представлена разросшимися паренхимными клетками с большими межклетниками, которые можно сравнить со схизогенными полостями. Ткань мезотесты напоминает аэренхиму. В ее клетках содержится небольшое количество коричневого пигмента. Только 2 внутренних слоя и эндотеста составлены более мелкими, плотно расположенными клетками, полости которых также заполнены коричневым веществом. Тегмен мало меняет свою мелкоклеточную структуру. Сохраняется 1 слой нуцеллуса, который в микропиле палисадно разрастается с образованием эпистазы. В дозревающем семени выше описанная структура практически не меняется. Нуцеллус разрушается.

Зрелые семена довольно крупные (0.5—0.6 см в диам.), почти круглые, слегка вытянутые в носик в халазальной части, темно-коричневые, с пупырчатой поверхностью. Дубильные вещества заполняют экзотесту и 3—4 самых внутренних плотных, мелкоклеточных слоя тесты (рис. 1, *Ж*). В крупноклетной рыхлой паренхиме мезотесты содержатся капли масла — тесту можно определить как саркотесту. Структура тегмена не меняется. Эндосперм очень многослойный, его клетки с утолщенными пористыми стенками. Зародыш осевой, линейный, по длине чуть больше 1/2 диаметра семени, в нем дифференцированы меристема корешка, почечка с конусом нарастания и прокамбиальный тяж семядоли (рис. 2, *Г*).

Ferraria. Олиготипный (10 видов) африканский род, бóльшая часть видов которого сконцентрирована в Южной Африке в районе зимних дождей, и только 1 вид отмечен в Центральной Африке южнее экватора (Vos, 1979). Местообитания видов рода можно определить как ксерофитные (песчаные, щебнистые, глинистые места, среди камней и т. п.). Подземная часть представлена клубнем. Изучен южноафриканский вид *F. undulata* L. (Великобритания, Ливерпуль; LE, Herb. Acad. Petropolitanae, Africa australis, 1839, Drege). Род принадлежит к линии *Dietes-Moraea*, его специфика — приспособление цветков к опылению мухами (Goldblatt, 1991). Семена почти шаровидные (0.3 см в диам.), темно-коричневые, с морщинистой поверхностью. Экзотеста состоит из небольших прямоугольных клеток с выраженным утолщением наружной стенки и с коричневыми дубильными веществами, заполняющими полости клеток (рис. 1, *З*). Мезотеста из 7—8 слоев крупноклетной паренхимы, местами она сминается, местами — хорошо сохраняется, особенно наружные слои. Это обусловливает морщинистость поверхности семени. Эндотеста из небольших прямоугольных клеток с незначительным утолщением периклинальных стенок, полости клеток также заполнены коричневым веществом. В рубчике этот слой значительно разрастается. Тегмен из прямоугольных клеток с незначительным утолщением стенок. Флобафены в тегмене накапливаются только в области рубчика, там же сохраняется нуцеллус. Хорошо выражена наружная кутикула, остальные кутикулы тонкие. Эндосперм довольно многослойный, его клетки с пористыми утолщениями стенок. Зародыш по длине равен 1/2 диаметра семени, прямой, осевой, в эпикотиле слегка суженный; в нем дифференцированы меристемы корешка, почечки и семядоля с 2—3 прокамбиальными тяжами.

Neomarica. Неотропический (Южная и Центральная Америка) небольшой (15 видов) род с выраженным центром многообразия в Бразилии. Некоторые авторы включают его в объем рода *Trimezia* (Ravenna, 1977, 1988 — цит. по: Rudall, 1993). Подземная часть представлена корневищем, иногда коротким, с утолщенными основаниями листьев, напоминающими луковицу; листья плоские. Изучен *N. northiana* Sprague (Германия, Вюрцбург). Семена черные, небольшие (0.3 × 0.3 см), с варьирующей формой, но чаще они треугольные в очертании, вытянутые и сплющенные по двум граням. Экзотеста из прямоугольных клеток, заполненных коричневым содержимым; наружные стенки утолщены (рис. 1, *И*). Первый слой мезотесты также со сходным содержимым, остальные 5 слоев мезотесты лишены содержимого, это некрупные, овальные клетки. Местами размеры клеток 1-го и 2-го слоев мезотесты увеличиваются. Эндотеста из небольших изодиаметрических клеток с равномерно развитым утолщением стенок. Оба слоя тегмена составлены крупными клетками и развитым утолщением наружной стенки у экзотегмена и внутренней — у эндотегмена. Это вызывает руминацию эндосперма. В клетках тегмена содержатся капли жира. Кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный, его клетки со значительным пористым утолщением стенок (рис. 1, *И*). Зародыш осевой, S-образно изогнутый, его длина равна 2/3 длины семени. Дифференцированы меристемы корешка, почечки, 2 или 3 прокамбиальных тяжа семядоли.

Cypella. Ареал этого сравнительно небольшого (20 видов) рода совпадает с таковым у рода *Neomarica.* Изучены *C. paludosa* Klatt. (= *Marica humilis* Roem. et Schult.) (Германия, Вюрцбург) и *C. gracilis* Klatt. (= *M. gracilis* Herb.) (Нидерланды, Дельфт). Семена черные, довольно крупные (0.5 × 0.3(0.2) см), морфологически и анатомически очень сходные с таковыми у изученного вида *Neomarica.* Некоторые отличия отражены в рис. 1, *К*.

Tigridia. Довольно большой (35 видов) неотропический род, бóльшая часть видов которого распространена в Мексике и Гватемале, несколько видов есть в Перу и Чили (Molseed, 1970). Как и у большинства ирисовых, виды этого рода приспособлены к сезонному климату со сменой сухого и влажного сезонов. У большинства видов листья и придаточные корни отрастают во влажный период и отсыхают в сухой. В высокогорьях юга Мексики и Гватемалы, где сухой период почти не выражен, произрастают несколько вечнозеленых видов. Подземная часть представлена луковицей, листья пликатные, хотя встречаются виды с плоскими фолиатными листьями (Rudall, 1991). Изучен самый распространенный вид *T. pavonia* (L. f.) DC. (Бельгия, Антверпен). Типы местообитаний варьируют, чаще — это влажные места.

Семена продолговатые, с выраженным разрастанием в халазальной части, довольно крупные (0.4 × 0.3 см), темно-коричневые, со слабо выделяющимся рафе. Экзотеста (рис. 1, *Л*) составлена тангенциально удлиненными, ближе к рубчику почти изодиаметрическими клетками с утолщенной наружной стенкой, клеточные стенки и полости пигментированы флобафенами. Мезотеста из 2—3 слоев тонкостенных, местами сжатых клеток паренхимы, в которых встречаются капли жира. Эндотеста из почти прямоугольных клеток, иногда 2-слойная. Клетки экзотегмена толстостенные, но узкие сжатые. Эндотегмен из крупных прямоугольных клеток с развитым утолщением внутренней клеточной стенки. Клетки тегмена заполнены флобафенами. Две наружные кутикулы тонкие, подстилающая — довольно толстая. В области рубчика в тесте сохраняются остатки проводящего пучка, а также остатки нуцеллуса. Клетки многослойного эндосперма очень толстостенные, сильно пористые (рис. 1, *Л*). Зародыш прямой, осевой, по длине равен 1/5—1/6 длины семени, в нем различаются меристемы корешка, почечки и прокамбиальный тяж семядоли.

Обсуждение данных

При сравнении полученных данных по структуре семени с представлениями R. Dahlgren с соавт. (1985) и P. Goldblatt (1990) о группах родства внутри семейства ирисовых выявлено следующее. Решение Goldblatt (1990) не включать род *Patersonia* в родство рода *Sisyrinchium*, и возможная принадлежность *Patersonia* к родству рода *Nivenia* (подсем. *Nivenioideae* в составе родов *Nivenia*, *Aristea*, *Klattia*, *Patersonia*, и др.), находят подтверждение в значительных отличиях структуры семени рода *Patersonia* не только от изученных представителей родства *Sisyrinchium*, но и от всех остальных изученных родов. Семя *Patersonia lanata* выделяется иными процессами дифференциации практически всех основных тканей тесты (экзотеста имеет палисадную форму клеток), тегмена (оба его слоя составлены одинаковыми клетками с равномерным утолщением стенок), эндосперма (немногослойный, его клеточные стенки не такие утолщенные, как у многих других ирисовых). Род выделяется и слабой дифференциацией зародыша. Последнее вряд ли обусловлено экологией таксона, распространенного, как и большинство ирисовых, в области со средиземноморским типом климата (Catling et al., 1988).

На наш взгляд, есть основания оспаривать включенные трибы *Sisyrinchieae* в подсем. *Iridoideae* (Goldblatt, 1990). По структуре семени (главным образом спермодермы) изученные представители этой трибы (виды родов *Sisyrinchium*, *Libertia*, *Solenomelus*) четко отграничиваются от остальных *Iridoideae* (теста у них слабо дифференцирована на отдельные ткани, она малослойная; в клетках тегмена развиваются утолщения клеточных стенок, напоминающие септированные волокна; эндосперм сравнительно немногослойный, но его клетки толстостенные; зародыш более или менее дифференцированный). Эти данные подтверждают правоту Dahlgren с соавт. (1985), выделяющих эту трибу в самостоятельное подсем. *Sisyrinchioideae*.

Данными структуры семени подтверждается объединение остальных триб (*Irideae*, *Mariceae*, *Tigrideae*) в единую группу родства — подсем. *Iridoideae* (Goldblatt, 1990). Общими для них являются: выраженная специализация всех тканей тесты (теста обычно многослойная; клетки экзотесты у разных родов имеют различные форму, размеры, характер утолщений стенок; у некоторых видов по форме клеток, их размерам и пигментации выделяются первый слой мезотесты, 1—2 слоя, примыкающие к эндотесте, и сама эндотеста); 2 слоя тегмена обычно отличаются друг от друга размерами, формой клеток, характером утолщений стенок, иногда и пигментацией; эндосперм может быть руминированным; зародыш более или менее дифференцированный; у многих родов этой группы в халазальной части сохраняются остатки нуцеллуса. По признакам структуры семени можно разграничить вышеназванные трибы. Триба *Irideae* (изучены роды *Iris*, *Dietes*, *Homeria*, *Belamcanda*, *Gynandriris* и др.) характеризуется наличием «липоидного слоя» (Huber, 1969) (обычно это эндотеста и примыкающие к ней 1—2 слоя мезотесты с флобафенами в полостях). Триба *Mariceae* (*Neomarica*) по структуре семени подобна трибе *Irideae*, но отличается от нее отсутствием липидного слоя и руминированным эндоспермом. Триба *Tigrideae* (*Tigridia*) характеризуется отсутствием липоидного слоя, руминированного эндосперма и сохранением остатков проводящего пучка в тесте. Goldblatt (1990) включает в последнюю трибу изученный мною род *Cypella*, но по структуре семени этот род близок к трибе *Mariceae* (нет проводящего пучка в тесте, эндосперм руминированный). Вероятно, J. Hutchinson (1973) и А. Л. Тахтаджян (1987) были правы, включая род *Cypella* в состав трибы *Mariceae*.

Монограф семейства ирисовых Goldblatt (1991) исследует и связи внутри отдельных групп родства ирисовых, в частности он считает род *Dietes* самым примитивным в трибе *Irideae*, анцестральной формой рода *Iris* и близких к нему родов. Они выделены им в подтрибу *Iridinae*. Ранее Goldblatt (1981a) отмечал сходство *Dietes* с новосветскими родами трибы *Mariceae*. В моем представлении *Dietes* вместе с *Gynandriris* обладают наиболее слабо дифференцированной спермодермой среди *Iridoideae* (мезотеста у них сравнительно малослойная, липоидный слой составлен только эндотестой, в халазальной части семени сохраняются остатки нуцеллуса) (*Homeria* по строению семенной кожуры приближается к этим родам), но непосредственная связь с родом *Iris* мною не отмечена. Однако прослеживается сходство структуры семени *Dietes* и новосветского рода *Neomarica* из *Mariceae*. У *Neomarica* (и *Cypella*) нет флобафенов в эндотесте, отмечены масла в клетках тегмена. В остальном структура их семян почти не отличается от таковой у *Dietes*. Отмечено структурное сходство семян у родов *Iris* s. l., *Belamcanda* и *Ferraria* (многослойная теста, многослойный липоидный слой и так далее).

Интересно обсудить тип дубильных веществ, которые откладываются как в клеточных стенках, так и в клеточных полостях тканей спермодермы ирисовых. Основным типом этих веществ у ирисовых являются флобафены — разновидность дубильных веществ, которые бывают красного, оранжевого и коричневого цвета (Данилова, Кирпичников, 1985). В. С. Чупов и Е. Н. Немирович-Данченко (1988), основываясь на окраске зрелых семян (не всегда микроскопически или химически изученных), пришли к выводу о наличии в сем. *Iridaceae* родов с меланинами в семенах (эти авторы отмечают темно-коричневую и черную окраску семян, последнюю — у родов *Belamcanda* и *Sisyrinchium*; это приводится как доказательство наличия меланинов в семействе). Этот признак, наряду с другими, дал им основание для важных систематических заключений. Анатомическое исследование структуры семени некоторых родов в развитии дало мне возможность наблюдать время появления пигмента в тканях семени и более точно определить его окраску и внести коррективы в типы пигментов ирисовых. На мой взгляд, ни у одного из изученных ирисовых настоящих меланинов нет. По моим наблюдениям, меланины синтезируются в тканях семени на стадии его дозревания, у ирисовых же коричневое вещество появляется на самых ранних стадиях развития семени. Меланины обычно меняют механические свойства семенной кожуры, особенно если откладываются в клетках с развитыми утолщениями стенок; они придают жесткость спермодерме, что затрудняет изготовление анатомических препаратов. У ирисовых это не наблюдалось. Кроме того, удалось установить, что многослойность тканей, пропитанных флобафенами, также обусловливает темно-коричневую или даже черную окраску семян (*Patersonia*, *Tigridia*). Вероятнее всего, это вопрос отдельного исследования, но, ориентируясь на свой опыт изучения семенной кожуры у лилейных (Оганезова, 1982, 1987, 1990 и др.), я считаю, что вещество, содержащееся в семенах ирисовых, имеет иную химическую природу, чем меланины.

Таким образом, по данным структуры семени установлена необходимость исключения рода *Patersonia* из родства рода *Sisyrinchium* и включения его в иную группу, возможно в подсем. *Nivenioideae* (*Nivenia*, *Aristea*, *Patersonia* и др. (Goldblatt, 1990)).

Род *Sisyrinchium* значительно больше отличается от остальных триб подсем. *Iridoideae*, поэтому предпочтительнее признать его в ранге таксона, равноценного группам родства *Nivenia* и *Iris*.

Считаю возможным внести коррективы в состав триб *Mariceae* и *Tigridieae* sensu Goldblatt (1990), а именно, признать *Cypella* в составе *Mariceae*, исключив из *Tigridieae*.

Окраска семян ирисовых, включая темно-коричневые и черные семена, обусловлена флобафенами или, возможно, иным типом дубильных веществ, но не меланинами.

Обнаружение слабо дифференцированного зародыша у рода *Patersonia* делает более доказательными связь ирисовых с сем. *Liliaceae* s. str. и его принадлежность к выделяемому мной надпорядку *Lilianae* с характерной для него вариабельностью структуры зародыша внутри широкоареальных семейств (Оганезова. 1989, 1993).

Другие вопросы, связанные с проблематикой ирисовых, я предполагаю обсудить в следующей публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахвердов А. А., Мирзоева Н. В. Биология ирисов флоры Армении. Ереван, 1982. 84 с.

Данилова М. Ф., Кирпичников М. Э. Словарь терминов // Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные. Л., 1985. С. 8—24.

Каменский К. В. Морфолого-анатомические особенности семян сорнополевых *Liliaceae* — Лилейных и *Iridaceae* — Касатиковых // Тр. по приклад. бот., генет. и селекции. 1931. Т. 25. № 4. С. 59—108.

Немирович-Данченко Е. Н. Сем. *Iridaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные. Л., 1985. С. 108—113.

Оганезова Г. Г. Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой. *Scilloideae* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 6. С. 729—742.

Оганезова Г. Г. Систематическое положение некоторых спорных для *Asphodeloideae* sensu Engleri родов по данным анатомической структуры плодов и семян // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1009—1020.

Оганезова Г. Г. Сравнительная анатомия семян и система лилейных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1989. 40 с.

Оганезова Г. Г. Особенности структуры плода и семени некоторых амариллисовых (*Amaryllidaceae*) в связи с их систематикой и филогенией // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 615—630.

Оганезова Г. Г. Особенности географического распространения лилейных и близких к ним таксонов // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Ереван, 1991. Вып. 13. С. 157—190.

Оганезова Г. Г. О структуре зародыша в родстве лилейных и возможностях ее использования в систематике // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 9—23.

Погосян А. И. Числа хромосом некоторых цветковых растений Флоры Армении (*Iridaceae*, *Liliaceae*, *Fabaceae*) // Флора, растительность и растительные ресурсы Арм. ССР. Ереван, 1981. Вып. 8. С. 5—23.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 352 с.

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. М.—Л., 1961. 216 с.

Родионенко Г. И. Род *Juno* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 9. С. 100—108.

Савченко М. И., Комар Г. А. Морфология семяпочек некоторых однодольных // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.—Л., 1965. С. 74—113.

Смирнова Е. С. Типы структур семян цветковых растений в филогенетическом аспекте // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. № 3. С. 310—324.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Федченко Б. А. Род *Belamcanda* Adans // Флора СССР. Л., 1935. Т. 6. С. 576—577.

Цвелев Н. Н. *Iridaceae* Juss. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 292—311.

Чупов В. С., Немирович-Данченко Е. Н. Морфолого-анатомические признаки семян представителей некоторых групп однодольных в связи с их систематикой // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 952—964.

Шнеер В. С. О взаимосвязи *Iridaceae* и *Liliaceae* s. l. по результатам серологического исследования белков семян // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 49—54.

Шнеер В. С. Серотаксономическое изучение рода *Iris* s. l. (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 804—809.

Яковлев М. С., Соколовская Т. Б. К эмбриологии *Iris pseudacorus* L. // Тез. докл. VII Всесоюз. симп. по эмбриол. раст. Киев, 1978. Ч. 3. С. 114.

Barnard T. T., Goldblatt P. A reappraisal of the application of specific epithets of the type species of *Moraea* and *Dietes* (*Iridaceae*) // Taxon. 1975. Vol. 24. N 1. P. 125—131.

Bentham G., Hooker J. D. Genera plantarum. London, 1883. Vol. 3. 1258 p.

Brandza M. Développement des téguments de la graine // Rev. Génér. Bot. 1891. Vol. 3. P. 28—33.

Catling P. C., Daget Ph., Fox B. J. et al. Climate, vegetation, vertebrates and soil/litter invertebrates of Mediterranean-type ecosystems — data-banks // Mediterranean-type ecosystems, a data source book. Dordrecht, Boston, London, 1988. P. 3—9.

Cooke D. A. Iridaceae // Flora of Australia. Canberra, 1986. Vol. 46. P. 1—67.

Dahlgren R., Clifford H. T. The monocotyledons: a comparative study. London, New York, 1982. 377 p.

Dahlgren R., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of the Monocotyledons. Berlin, Heidelberg etc., 1985. 520 p.

Dahlgren R., Lu A-M. Campynemanthe (*Campynemaceae*): morphology, microsporogenesis, early ovule ontogeny and relationships // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5. P. 321—330.

Daumann E. Das Blütennektarium der Monokotyledonen unter besonderes Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung // Feddes Reper. 1970. Bd 80. Hf 7. S. 463—590.

Davis G. Systematic embryology of angiosperms. New York, London etc., 1966. 528 p.

Diels L. Iridaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. Bd 15a. S. 463—505.

Ewart J. A. Flora of Victoria. Melbourne, 1930. 1257 p.

Geerinck D. Revision of Australian *Iridaceae* // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1974. Vol. 44. N 1. P. 29—60.

Goldblatt P. The genus *Moraea* (*Iridaceae*) in winter rainfall region of Southern Africa // Ann. Miss. Bot. Gard. 1976. Vol. 63. N 4. P. 657—786.

Goldblatt P. Systematics, phylogeny and evolution of *Dietes* (*Iridaceae*) // Ann. Miss. Bot. Gard. 1981a. Vol. 68. N 1. P. 132—153.

Goldblatt P. A synopsis of *Moraea* (*Iridaceae*) with new taxa, transfers and notes // Ann. Miss. Bot. Gard. 1981b. Vol. 68. N 2. P. 351—369.

Goldblatt P. Systematics and biology of *Homeria* (*Iridaceae*) // Ann. Miss. Bot. Gard. 1981c. Vol. 68. N 3. P. 413—503.

Goldblatt P. Phylogeny and classification of *Iridaceae* // Ann. Miss. Bot. Gard. 1990. Vol. 77. N 4. P. 607—627.

Goldblatt P. An overview of the systematics, phylogeny and biology of the African *Iridaceae* // Bolus Herbar. 1991. Vol. 13. P. 1—74.

Goldblatt P., Henrich J. E., Rudall P. Occurrence of crystals in *Iridaceae* and allied families and their phylogenetic significance // Ann. Miss. Bot. Gard. 1984. Vol. 71. N 4. P. 1013—1020.

Guignard J-L. Embryogénie des Iridacées. Développement de l embryon chez l'*Iris pseudacorus* L. // Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris). 1962. Vol. 255. N 17. P. 2161—2163.

Gustafsson M., Wendelbo P. Karyotype analysis and taxonomic comments on irises from SW and C. Asia // Bot. Not. 1975. Vol. 128. P. 208—226.

Huber H. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren // Mitt. Bot. Staatsamml. München, 1969. Bd 8. Hf 2. S. 219—538.

Hutchinson J. The families of flowering plants. London, 1973. 968 p.

Ingram R. Genus *Sisyrinchium* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 86—87.

Jessop J. P., Toelken H. R. Flora of South Australia. Adelaide, 1986. Pt 4. P. 1689—2248.

Lakshmanan K. K., Philip V. I. A contribution to the embryology of *Iridaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. Ser. B. 1971. Vol. 73. N 3. P. 110—116.

Lewis G. J. Some aspects of the morphology, phylogeny and taxonomy of the South African *Iridaceae* // Ann. South Afr. Mus. 1954. Vol. 40. N 1. P. 15—113.

Lotsy J. P. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena, 1911. Bd 3. 1055 s.

Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midland Natur. 1946. Vol. 36. N 3. P. 513—660.

Mathew B. Iris L. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 382—410.

Mill R. R. Gynandriris Parl. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 411—412.

Molseed E. The genus *Tigridia* of Mexico and Central America // Univ. Calif. Publ. Bot. 1970. Vol. 54. P. 1—113.

Nagy I. Beiträge zur Kenntnis der *Iris*-Samen // Bot. Közl. 1927. Bd 24. S. 30—47.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. Abt. 2. S. 365.

Pax F. Iridaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. T. 2. Abt. 5. S. 137—158.

Qu-gen Wu, Cutler D. F. Taxonomic, evolutionary and ecological implication of the leaf anatomy of rhizomatous *Iris* species // Bot. J. Linn. Soc. 1985. Vol. 90. P. 253—303.

Rotherdam E. R. Australian flora in color. Flowers and plants of Victoria. Sydney etc., 1968. 216 p.

Rudall P. Leaf anatomy and relationships of *Dietes* (*Iridaceae*) // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 4. P. 471—478.

Rudall P. Taxonomic significance of leaf anatomy in Australasian *Iridaceae* // Nord. J. Bot. 1986. Vol. 6. N 3. P. 277—289.

Rudall P. Comparative leaf morphogenesis in *Iridaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1990. Bd 112. N 2. P. 241—260.

Rudall P. Lateral meristems and stem thickening growth in Monocotyledons // Bot. Rev. 1991a. Vol. 57. N 2. P. 150—163.

Rudall P. Leaf anatomy in *Tigridieae* (*Iridaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1991b. N 175. P. 1—10.

Rudall P. Leaf anatomy and systematics of *Mariceae* (*Iridaceae*) // Kew Bull. 1993. Vol. 48. N 1. P. 151—160.

Rudall P., Burns P. Leaf anatomy of the woody South African *Iridaceae* // Kew Bull. 1989. Vol. 44. N 3. P. 525—532.

Rudall P., Goldblatt P. Leaf anatomy and systematics of *Homeriinae* (*Iridaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1993. Vol. 11. P. 379—397.

Rudall P., Mathew B. Leaf anatomy of the bulbous irises // Bot. Jahrb. Syst. 1993. Vol. 115. N 1. P. 63—76.

Rudall P., Owens S. J., Kenton A. Y. Embryology and breeding systems in *Crocus* (*Iridaceae*) — a study and causes of chromosome variation // Pl. Syst. Evol. 1984. N 148. P. 119—134.

Schnarf R. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S.

Schulze W. Beiträge zur Pollenmorphologie der *Iridaceae* und ihre Bedeutung für die Taxonomie // Feddes Rep. 1971. Bd 82. S. 101—124.

Schulze W. Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. 13. *Hewardiaceae* und *Geosiridaceae* // Wiss. Ztschr. F. Schiller-Univ. Jena, Math.-Natur. R. 1983. Bd 32. Hf 6. S. 981—984.

Steyn E. Ń embryologiese ondersock van *Romulea rosea* Eckl. var. *reflexa* Beg. // J. South Afr. Bot. 1973. Vol. 39. N 3. P. 235—243.

Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 3. P. 226—359.

Thorne R. An update phylogenetic classification of the flowering plants // Aliso. 1992. Vol. 13. N 2. P. 365—389.

Tieghem P. van. Eléments de botanique. Paris, 1906. 612 p.

Venkateswarlu J., Sarojni D. P., Nirmala A. Embryological studies in *Eleutherine plicata* Herb. and *Belamcanda chinensis* Lem. // Proc. Ind. Acad. Sci. 1980. Vol. 89. N 5. P. 361—367.

Vos M. P. de The African genus *Ferraria* // J. South Afr. Bot. 1979. Vol. 45. N 3. P. 295—375.

Vos M. P. de Die bon en outwikkeling van die unifaciale blaar van *Tritonia* en verwante genera // J. South Afr. Bot. 1982. Vol. 49. N 1. P. 23—37.

Webb D. A. Genus *Gynandriris* Parl. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 92.

Webb D. A., Chater A. O. Genus *Iris* L. (inc. *Xiphion* Miller) // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 87—92.

Институт ботаники НАН РА
Ереван

Получено 8 XI 1994

SUMMARY

Based on seed structure, one of the possible solutions of the systematic problems in the *Iridaceae* family is suggested. Three equal related groups, subfamilies *Nivenioideae* (including *Patersonia*), *Sisyrinchioideae* and *Irideae* are recognized (the problem of the genus *Isophysis* and the subfamily *Ixioideae* are not discussed here). The division of the subfamily *Iridoideae* and other problems of this subfamily are discussed too, for example, the genus *Cypella* is included into the *Mariceae* tribe. Poorly differentiated embryo type of the *Patersonia* is an additional argument favouring the inclusion of the *Iridaceae* family into the superorder *Lilianae* sensu Oganezowa (1989). The lack of true melanin in the seeds of the *Iridaceae* is emphasized, however they contain true phlobaphens and other kinds of brown tannins.

УДК 581.522.4 (-922.3) : 581.48

© Э. Левек, Дж. Свобода

БАНК ЖИЗНЕСПОСОБНЫХ СЕМЯН В ПОЧВАХ СООБЩЕСТВ ПОЛЯРНОЙ ПУСТЫНИ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЧАСТЬ ОСТРОВА ЭЛСМИР, КАНАДА) И ВЫЖИВАНИЕ ПРОРОСТКОВ В ОПЫТЕ[1]

E. LÉVESQUE, J. SVOBODA. GERMINABLE SEED BANK FROM SOILS OF POLAR DESERT STANDS (CENTRAL ELLESMERE ISLAND, CANADA) AND SURVIVAL OF SEEDLINGS IN CONTROLLED CONDITIONS

В 14 сообществах полярной пустыни на о-ве Элсмир (Канада) был определен запас жизнеспособных семян в поверхностных слоях почвы. Их запас (число семян/м^2) варьировал как в пределах одного участка, так и между ними и был наибóльшим на участках с более высоким проективным покрытием и в образцах, взятых в непосредственной близости от растений. Все выращенные растения принадлежали к видам, произрастающим на участках или в непосредственной близости от них. Опыт продолжали в течение 2 лет при постоянных условиях освещения и температуры. За это время многие растения достигли зрелости и зацвели. Некоторые виды (*Draba cinerea, Melandrium affine* и *Poa abbreviata*) цвели более одного раза и даже дали семена, из которых появились новые проростки.

Полярные пустыни занимают примерно 49 % территории на о-вах Королевы Елизаветы в Канадском Арктическом Архипелаге (Bliss, 1977). Процессы колонизации и зарастания грунта сосудистыми растениями в этих экстремальных условиях в постгляциальный период и при последующих флуктуациях климата до сих пор недостаточно понятны и объяснены. Меньше всего известно о продуктивности семян и их распространении и выживании, что несомненно важно для решения данной проблемы.

В Канадской Арктике банки семян изучали немногие авторы (McGraw, Vavrek, 1989). Некоторые авторы (Fox, 1983; Archibold, 1984) проводили исследования в низкоарктических сообществах в сухих местообитаниях с доминированием *Dryas* и *Cassiope*, и только в одном случае (Freedman et al., 1982) работа была выполнена в высокой Арктике. В наиболее обедненных вариантах полярных пустынь запасы семян до сих пор не изучались. В Российской Арктике семенное возобновление растений, включая определение запаса семян в почвах и их жизнеспособности, было предметом исследования в Таймыро-Североземельском секторе: как в тундрах Таймыра, так и в полярных пустынях Северной Земли (Ходачек, 1985, 1993 а, б).

Имеется суждение о том, что банк жизнеспособных семян уменьшается при увеличении широты (Johnson, 1975) и высоты над уровнем моря (Milton, 1939). При рассмотрении вопросов, связанных с прогнозируемыми глобальными изменениями климата, любая информация о запасе семян в полярных пустынях несомненно полезна для лучшего понимания проблемы выживания растительных сообществ как в настоящем, так и в будущем, а также их потенциального расширения в этих экстремальных условиях.

Задача настоящего исследования — получить данные о богатстве и разнообразии банка жизнеспособных семян в полярных пустынях, что является частью более обширного исследования о распределении сосудистых растений и заселении ими экстремальных местообитаний в высоких широтах.

---

[1] Перевод Н. В. Матвеевой.

Материалы и методы

Свердруп Пасс (79° с. ш.), где проводили исследования — это свободная от ледника долина в центральной части о-ва Элсмир (о-ва Королевы Елизаветы в Канадском Арктическом Архипелаге), ориентированная с востока на запад и разделяющая 2 основных ледника: Агассиз на севере и Принц Уэльский на юге (рис. 1). В ее центральной, наиболее высокой, части (около 330 м над ур. м.[2]) к северу расположены крутые доломитовые кряжи (800—1200 м), почти лишенные растительности (рис. 2). К югу постепенно поднимаются до высоты 1500 м гранитные морены и террасы (рис. 3), покрытые на вершине ледяным куполом. На гранитных склонах северной экспозиции флора несколько богаче и растительность разнообразнее, чем на южных доломитовых.

Было исследовано 14 участков, расположенных по профилю через долину: 6 (*D1—D6*) — на доломитах на высотах от 335 до 765 м, 7 (*G1—G7*) — на гранитах на высотах от 347 до 727 м и 1 (*V1*) — на днище долины на высоте 330 м (рис. 1). Общая характеристика участков приведена в табл. 1.

В полевых условиях в конце июля 1991 г. на каждом участке было взято по 20 почвенных образцов по следующей методике: случайным образом в 10-кратной повторности были заложены квадраты размером 50 × 50 см. В каждом из них были взяты по 2 почвенных образца размером 10 × 10 × 1 см. Один — в непосредственной близости от доминирующего в данном квадрате растения, а другой — не ближе 10 см от растения. Если в квадрате не оказывалось ни одного растения, то квадраты продолжали закладывать случайным образом до тех пор, пока в них не оказывалось

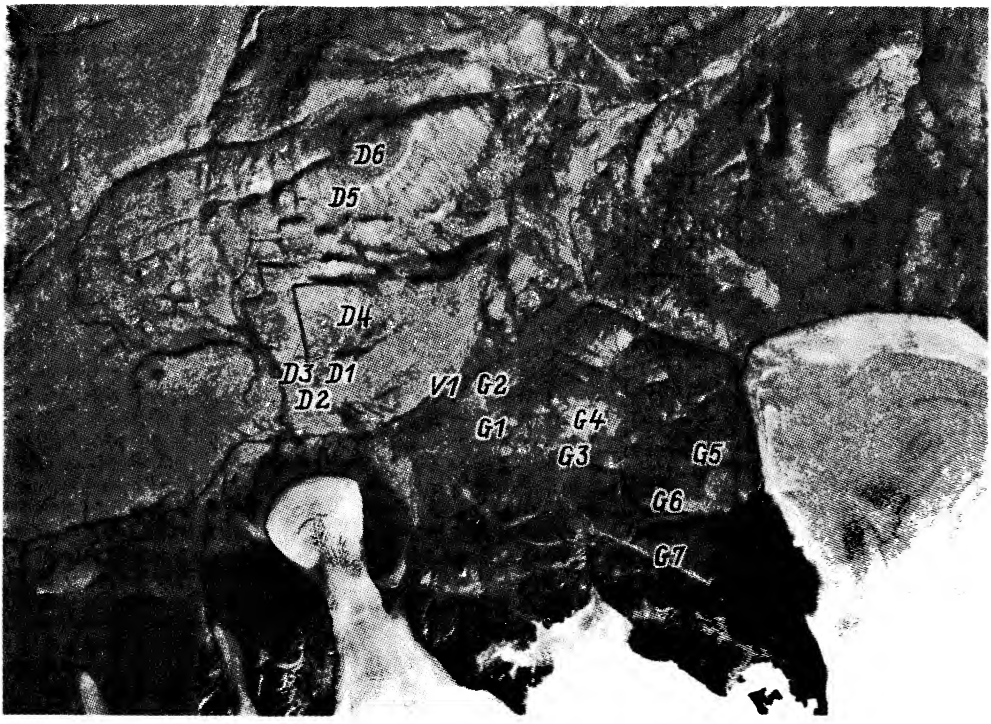


Рис. 1. Расположение участков *D1—D6*, *G1—G7* и *V1* в свободной от ледников долине Свердруп Пасс на о-ве Элсмир. 1950 г.

---

[2] Здесь и далее все высоты даны над ур. м.

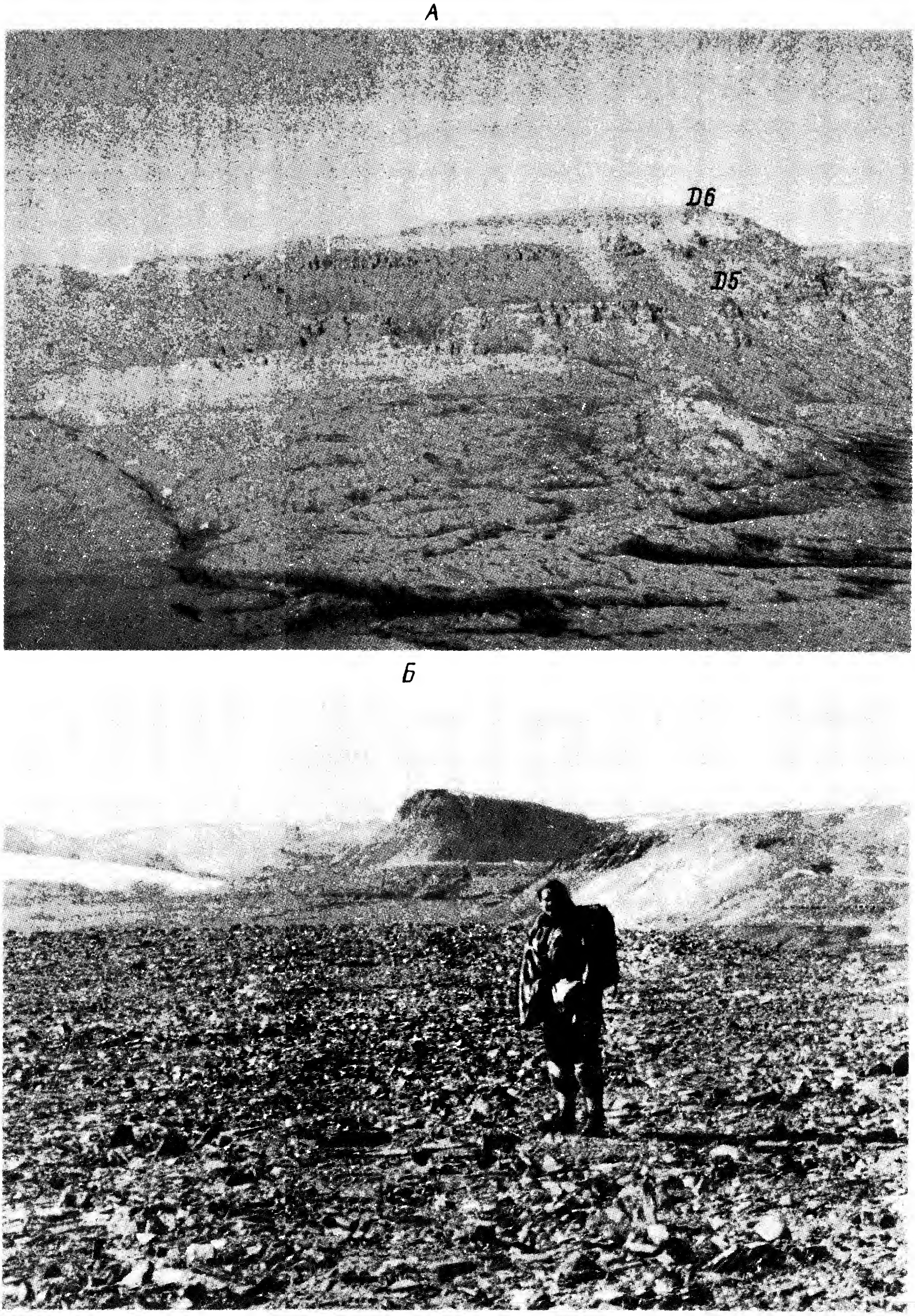


Рис. 2. Плато доломитов на севере долины Свердруп Пасс.

А — общий вид (участки *D5*—*D6*); *Б* — участок *D6*.

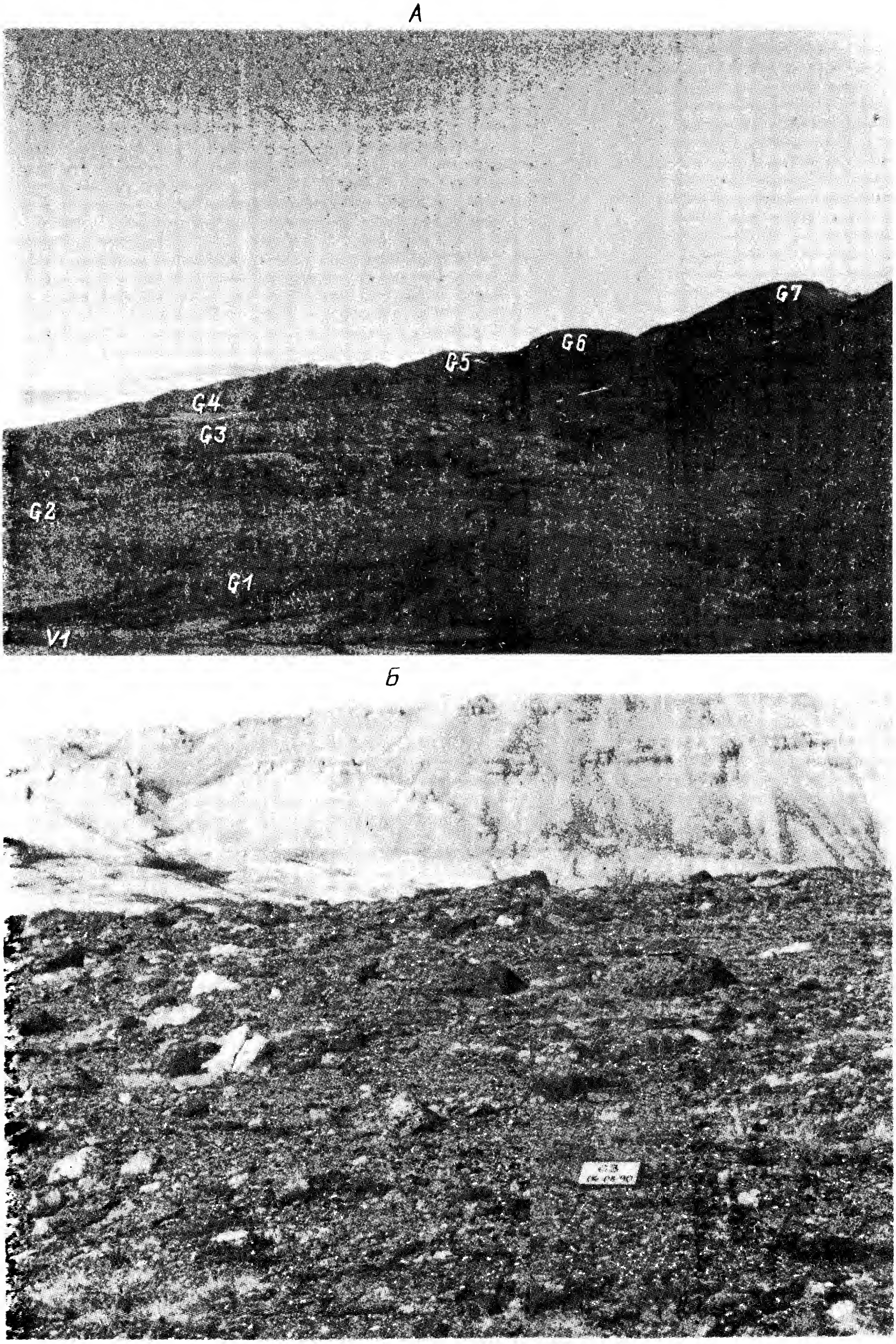


Рис. 3. Морена гранитов на юге долины Свердруп Пасс.
А — общий вид на участки *G1*—*G7*; *Б* — участок *G3*.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика 14 исследованных участков по профилю через долину Свердруп Пасс, о-в Элсмир

№ участка	Высота над ур. м., м	Местообитание	Число видов	Доминирующие виды
Доломиты (склон южной экспозиции)				
D1	335	Подветренный склон террасы в нижней части гряды	10	*Puccinellia* sp., *Saxifraga oppositifolia*
D2	336	Плоская поверхность террасы в нижней части гряды	9	*Puccinellia* sp., *Dryas integrifolia*
D3	376	Вблизи снежника в средней части гряды	9	*Saxifraga oppositifolia*
D4	420	Плоская поверхность террасы в средней части гряды	4	*Braya purpurascens*
D5	684	Вблизи снежника у вершины гряды	6	*Saxifraga oppositifolia*
D6	765	Плоская вершина гряды	4	*Draba* sp., *Saxifraga oppositifolia*
Днище долины				
V1	330	Плоская поверхность, лёсс	12	*Potentilla* sp.
Граниты				
G1	347	Пологая поверхность главной морены	14	*Saxifraga tricuspidata*
G2	357	Небольшой холм в нижней части морены	8	*Carex nardina*
G3	443	Вблизи снежника в средней части гряды	16	*Carex nardina*, *Poa arctica*
G4	461	Плоская поверхность террасы в средней части гряды	9	*Salix arctica*, *Dryas integrifolia*
G5	618	Развалы валунов на террасе в средней части гряды	14	*Saxifraga oppositifolia*
G6	638	То же	13	*Saxifraga oppositifolia*
G7	727	Развалы валунов на террасе в верхней части гряды	8	*Saxifraga oppositifolia*

растение, с тем чтобы все образцы были получены описанным способом. На каждом образце отмечали все проростки сосудистых растений и их положение относительно скальных обломков, все взрослые экземпляры, а также мхи. Эти результаты пока еще не обработаны и потому не включены в настоящее сообщение. Образцы, запакованные в бумажные пакеты, хранили в замороженном состоянии до начала эксперимента по определению всхожести семян.

В лабораторных условиях в Колледже Ериндал (Торонто) весной 1993 г. был поставлен эксперимент по проращиванию семян для определения их жизнеспособности. Каждый образец просеивали через стандартное сито с ячеями 2 мм в диам. Полученные 2 пробы (с частицами > 2 и < 2 мм в диам.) взвешивали (с точностью до 0.01 г), и часть образца мелкой фракции (объемом 60 мл), если было возможно, была также взвешена и использована в опытах. Каждую такую пробу равномерно распределяли по дну чашки Петри (150 мм в диам.), увлажняли и помещали в камеру

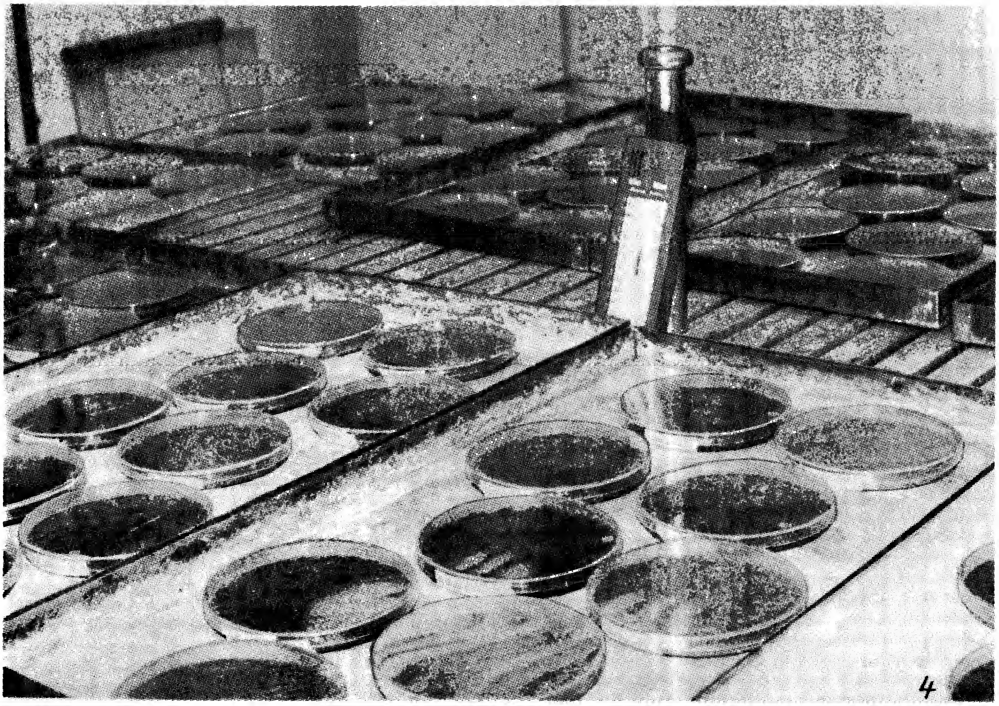


Рис. 4. Общий вид камеры с постоянным режимом температуры (t = 26 °C) и освещения в опыте по проращиванию семян.

искусственного климата (рис. 4), где содержали при t = 26 °C и постоянном освещении (quantum flux PAR = 15 $\mu molm^{-2}s^{-1}$), контролируемом квантовым фотометром Licor (модель LI-185B). Наблюдения за прорастанием проводили ежедневно. После появления семядолей каждый проросток высаживали в отдельный горшочек со стерильной почвенной смесью (60 % песка, 40 % горшечной почвы), где они росли при 18 °C и постоянном освещении (quantum flux PAR = 15 $\mu molm^{-2}s^{-1}$) до состояния, когда можно было определить растение до вида (рис. 5). Семяна прорастали в основном в первые 12—15 дней опыта. Если семена не прорастали, то в соответствии с рекомендациями B. Freedman с соавт. (1982) через 50 дней опыт прекращали.

Высаженные растения идентифицировали до вида к моменту достижения ими стадии цветения. Если эта стадия не наступала или растения погибали до цветения, то их определяли на основании вегетативных признаков, используя и гербарные материалы растений из соответствующих местообитаний. В тех случаях, когда определение было невозможно или сомнительно, растения относили к категории «другие». Образцы растений из опыта хранятся либо в Гербарии Колледжа Ериндал, Торонто, либо в личной коллекции Э. Левек. Латинские названия растений даны согласно сводке A. Porsild и W. Cody (1980).

Расчеты и статистика. Оценку банка жизнеспособных семян (число семян/м^2) на каждом участке выводили по следующей формуле:

$$G = g\,\frac{Wt_a}{Wt_b} \times 100,$$

где G — банк жизнеспособных семян (число семян/м^2); g — число проростков в пробе; Wt_a — вес почвенной фракции с частицами < 2 мм в диам. в образце 10 × 10 см; Wt_b — вес почвенной пробы, использованной в опыте.

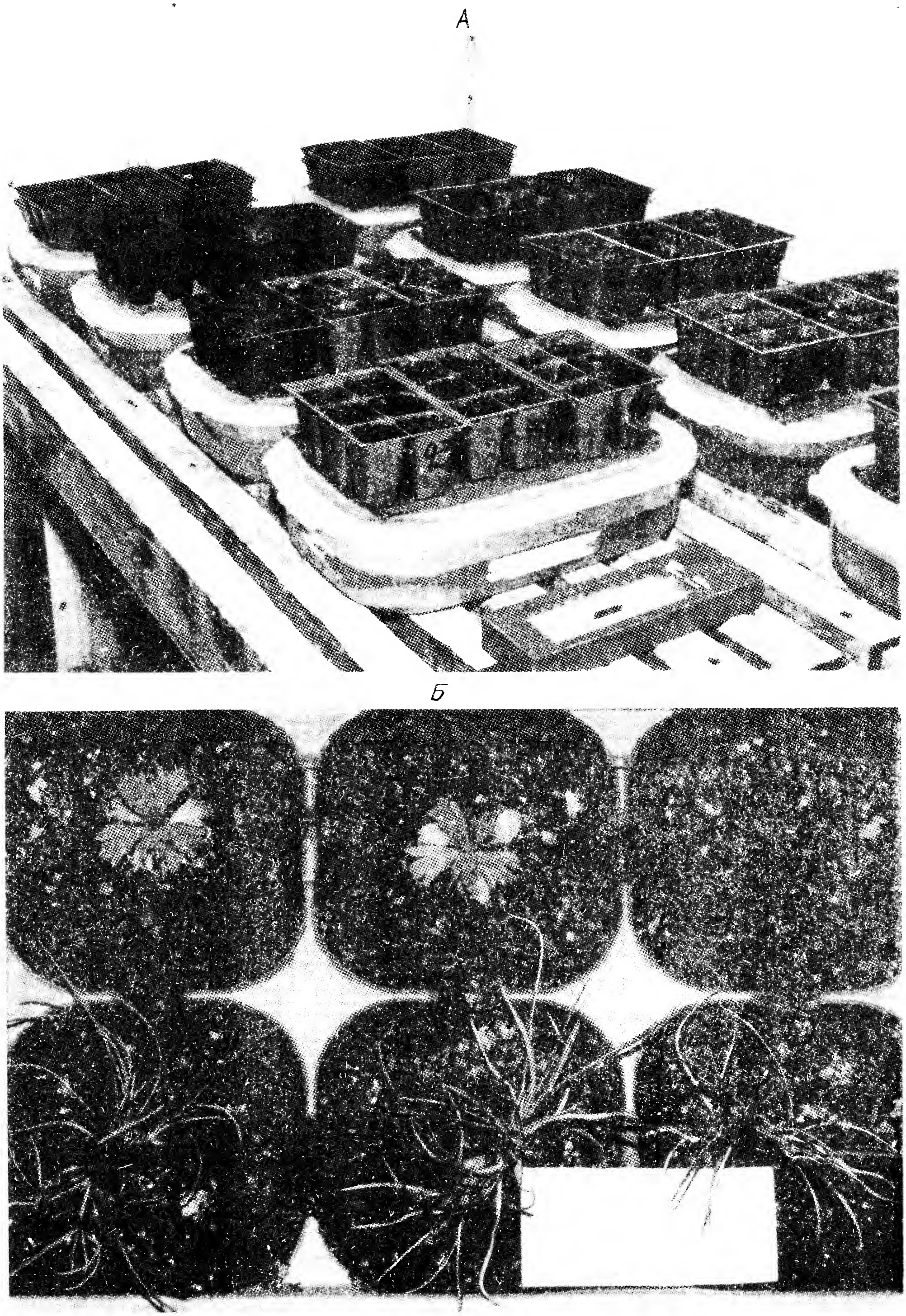


Рис. 5. Камеры с постоянным режимом температуры ($t = 18$ °C) и освещения, где росли проростки после пересадки. В горшочках имеется абсорбирующий материал, который позволяет постоянно подтягивать воду из больших емкостей, что обеспечивает постоянную влажность почвы без частого полива.

А — общий вид, *Б* — вид сверху.

ТАБЛИЦА 2

Банк жизнеспособных семян (число семян/м^2) в долине Свердруп Пасс

№ участка	Число семян/м^2			Общее проективное покрытие, %
	около растения	голый грунт	всего	
		Доломиты		
D1	179±108	12±11	14±12	1.2
D2	293±221	40±29	41±30	0.3
D3	104±67	0	0.3±0.2	0.3
D4	0.5±0.4	12±11	12±11	0.2
D5	44±22	57±25	56±25	1.4
D6	116±59	20±19	20±19	0.2
		Днище долины		
V1	448±108	250±165	256±163	2.6
		Граниты		
G1	604±162	427±99	439±104	6.7
G2	1133±581	107±46	116±51	0.9
G3	1319±434	397±128	449±145	5.7
G4	143±51	13±13	23±15	7.3
G5	187±59	59±28	62±29	2.6
G6	285±135	49±36	56±39	2.9
G7	386±129	46±23	51±24	1.3

Запас жизнеспособных семян в образцах «голого грунта» и «почвы около растения» определяли раздельно. При таком подходе полученные цифры отражают ситуацию либо 100 % голого грунта, либо 100 % проективного покрытия растений. Для получения реальной величины запаса семян в конкретной ситуации каждого участка обе величины трансформировали с учетом показателей проективного покрытия растений и доли голого грунта в естественных условиях. Средние показатели проективного покрытия были получены как минимум с 30 квадратов размером 50 × 50 см в предыдущих исследованиях, результаты которых пока не опубликованы. Такие откорректированные цифры затем складывали, чтобы иметь представление о реальном для каждого исследованного участка банке жизнеспособных семян (табл. 2). Подобные расчеты провели для проростков всех видов.

Полученные данные тестировали на достоверность тестом Колмогорова—Смирнова и на гомогенность варьирования тестом Barlett, после чего провели параметрическое (SYSTAT Version 5.02) тестирование (Sokal, Rohlf, 1981; Zar, 1984). Для определения связи между числом семян в банке семян и проективным покрытием, с одной стороны, и составом сосудистых растений на участке, с другой стороны, вычисляли коэффициент корреляции Пирсона. Для установления значимости различий между данными из образцов «голого грунта» и «почвы около растения» использован тест одностороннего анализа варианс (ANOVA).

Результаты

Банк семян. В табл. 2 приведены средние величины плотности распределения жизнеспособных семян в зависимости от проективного покрытия растений в различных биотопах. Теоретические величины этого показателя в образцах «почвы около растения» (условно — сплошное покрытие растений) оказались значительно выше

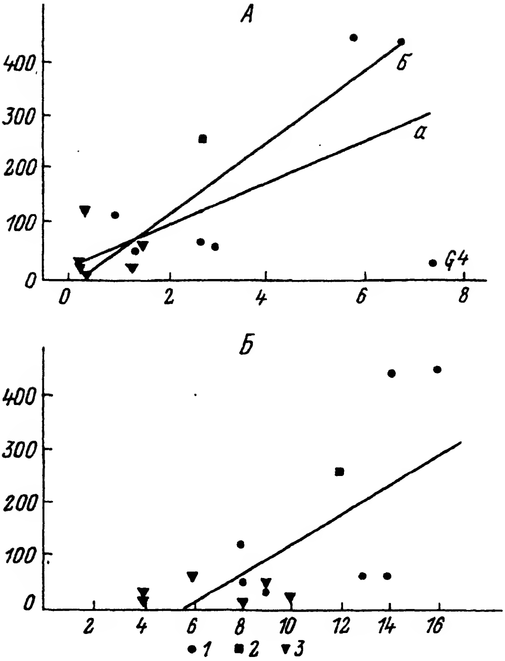


Рис. 6. Зависимость банка жизнеспособных семян от проективного покрытия (*А*) и видового разнообразия (*Б*) сосудистых растений в 14 сообществах в урочище Свердруп Пасс, о-в Элсмир.

1 — на гранитах, *2* — на днище долины, *3* — на доломитах. На осях абсцисс: *А* — общее проективное покрытие, %; *Б* — число видов на участке. На осях ординат — число жизнеспособных семян на 1 м^2.
Связь с проективным покрытием (*А*) описывается уравнением $y = 40x + 9$, $R = 0.64$ (*а*) или $y = 69x - 18$, $R = 0.91$ (*б*), если исключить участок *G4*. Связь с видовым разнообразием (*Б*) — уравнением $y = 27x - 155$, $R = 0.67$.

(P = 0.025, F = 5.623, DF = 26), чем те же величины из образцов «голого грунта». Их варьирование было от 0.5 (*D4*) до 1319 (*G2*) и от 0 (*D3*) до 427 (*G1*) семян/м^2 соответственно. На 3 участках (*V1*, *D4* и *D5*) из 14 число проросших семян в образцах «голого грунта» было больше, чем в образцах «почвы около растения».

Плотность распределения жизнеспособных семян (общие трансформированные величины) на одном участке варьировала от 0.3 (*D3*) до 449 (*G3*) семян/м^2 (табл. 2). В долине и на 3 нижних участках на гранитах запас семян был относительно более высоким (256, 439, 116 и 449 семян/м^2 в *V1*, *G1*, *G2* и *G3* соответственно) в связи с бóльшим покрытием сосудистых растений. На доломитах были установлены иные закономерности. Ожидалось, что там число жизнеспособных семян должно быть значительно ниже, чем на гранитах. Но оказалось, что на 1 % покрытия растительности на доломитах зарегистрировано 63 шт. семян, а на гранитах — 44.

Запас жизнеспособных семян позитивно скоррелирован с покрытием сосудистых растений, а также с видовым разнообразием взрослых особей растений (P = 0.015 и P = 0.007 соответственно, рис. 6). Единственным исключением был участок *G4*, где при наибольшем среди всех изученных участков покрытии растений (7.3 %) запас жизнеспособных семян был наименьшим (23 семян/м^2). Это можно объяснить двумя факторами. Во-первых, хотя участок располагается на гранитах, его субстрат сложен доломитовым щебнем, отложенным в прошлом отступающим ледником. Во-вторых, в этом сообществе доминируют крупные экземпляры *Salix arctica* и *Dryas integrifolia*. В нашем эксперименте все семена этих видов оказались невсхожими.

72 % проросших семян принадлежали двудольным растениям: 6 видов *Brassicaceae*, 2 — *Saxifragaceae* и по 1 — *Rosaceae*, *Caryophyllaceae* и *Papaveraceae* (табл. 3). Самая высокая всхожесть семян была у *Saxifraga oppositifolia* (на 10 участках). Второе место занимает *Poa abbreviata* (на 8), у которого были наиболее всхожие

ТАБЛИЦА 3

Прорастание семян на профиле в долине Свердруп Пасс

Виды	Граниты		Доломиты		Долина	
	F	N	F	N	F	N
Braya purpurascens	1	0—14	3	0—0.1	0	0
Draba cinerea	3	0—51	0	0	0	0
D. oblongata	1	0—22	0	0	0	0
D. subcapitata	5	0—35	2	0—21	0	0
Cardamine bellidifolia	1	0—15	0	0	0	0
Cyperaceae sp.	2	0—28	0	0	0	0
Erysimum pallasii	1	0—2	0	0	0	0
Melandrium affine	1	0—41	0	0	0	0
Papaver radicatum	3	0—18	2	0—20	0	0
Poa abbreviata	5	0—233	2	0—12	1	0.5
P. glauca	2	0—1	0	0	0	0
Potentilla sp.	0	0	0	0	1	25
Puccinellia bruggemannii	0	0	2	0—0.1	1	1
Saxifraga oppositifolia	6	0—19	4	0—0.2	0	0
S. tricuspidata	4	0—73	0	0	0	0
Другие однодольные	2	0—21	3	0—0.3	1	54
Другие двудольные	7	0—210	6	0.1—25	1	175

Примечание. F — число участков, где вид присутствует; N — варьирование числа жизнеспособных семян на 1 м^2.

семена среди однодольных. Всхожесть более 50 % имел еще 1 вид — *Draba subcapitata* (на 7 участках). У всех остальных видов она была ниже.

Только в образцах из нижней части профиля на гранитах были идентифицированы проростки видов, которые на этих 2 участках не растут: *Poa* cf. *arctica* на участке *G1*, *Draba cinerea*, *Poa abbreviata* и *Saxifraga tricuspidata* на участке *G2*. Но в обоих случаях эти виды вполне обычны на склонах и террасах поблизости.

Развитие проростков в эксперименте. Первоначально в задачу опыта входило лишь выращивание растений до такого состояния, когда их можно было бы с уверенностью идентифицировать. Но результаты эксперимента оказались более значительными и в определенном смысле неожиданными.

Проростки вскоре превратились в небольшие растения (рис. 5, *Б*). Хотя условия, в которых растения продолжали расти до стадии цветения, были несравнимо более благоприятными, чем в природе, морфологически они были сходны с растениями, развивающимися в природе. Например, у *Poa abbreviata* образовались маленькие плотные дернинки, у 3 видов *Draba* и у *Braya purpurascens* — розетки с маленькими соцветиями. У многочисленных экземпляров медленно растущего вида *Saxifraga oppositifolia* развились мелкие листья, а максимальная длина побегов за 2 года была только 2 см. У *S. cernua* и *Melandrium affine* цветоносы были короче, чем обычно в природе. Это позволяет предполагать, что перечисленные виды морфологически не слишком пластичны. Однако, по-крайней мере 1 вид (*Poa abbreviata*) продолжал активно расти и зацвел после пересадки в больший горшок с более удобренной почвой (рис. 7).

Самым неожиданным результатом эксперимента было то, что уже через 5—20 недель после пересадки проростков у нескольких видов появлялись первые цветки (табл. 4). Всего стадии цветения достигли 13 видов.[3] Все двудольные растения зацвели скорее (через 5—20 недель), чем 2 вида злаков (через 16—32).

---

[3] Кроме видов, приведенных в табл. 4, в опыте были представлены еще 4 вида (*Saxifraga caespitosa*, *S. cernua*, *Sagina intermedia* и *Minuartia rubella*), выращенные из семян, взятых из других биотопов.

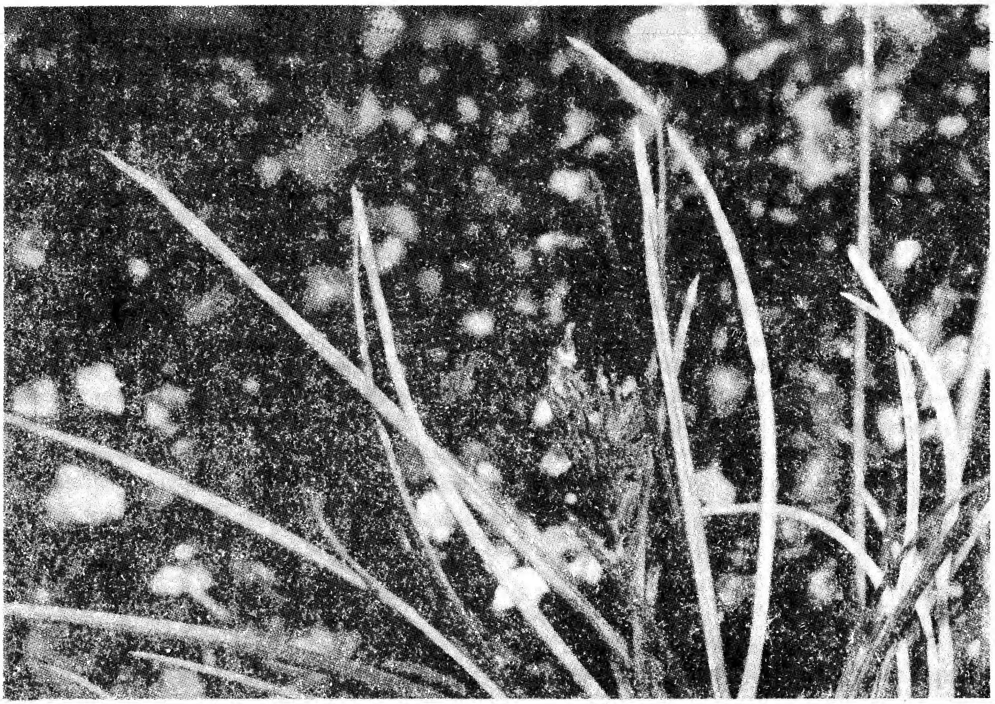


Рис. 7. Цветущий экземпляр *Poa abbreviata* в возрасте 16 недель.
Растение пересажено в горшочек 14 II 1993 (Фото 20 VI 1993).

Некоторые экземпляры погибли после цветения подобно однолетникам. У *Braya purpurascens* (табл. I), *Cardamine bellidifolia* и *Erysimum pallasii* было только по одному экземпляру, достигшему стадии цветения и плодоношения. Эти растения погибли после образования семян.

7 видов в условиях опыта оказались способны к успешному репродуктивному воспроизводству без каких-либо специальных манипуляций режима освещения и

ТАБЛИЦА 4

Цветение растений в опыте

Виды	Цветение						Погибло, экз.
	1-е		2-е		3-е		
	А	Б	А	В	А	В	
Braya purpurascens	1	8					1
Cardamine bellidifolia	1	Около 5					1
Draba cinerea	4	8—20	3	4—12			
D. oblongata	4	11—12					2
D. subcapitata	8	8—17					1
Erysimum pallasii	1	5					1
Melandrium affine	3	10—12	3	5—24	1	12	3
Poa abbreviata	25	16—32	9	Около 4			
Puccinellia bruggemannii	5	Около 22	4	Около 12			1

Примечание. А — число цветущих растений, Б, В — время, недель: Б — от пересадки до 1-го цветения, В — между последующими цветениями.

тепла. Они не только цвели (некоторые несколько раз), но и дали жизнеспособные семена (табл. 4).

Особенно активны в цветении были 3 экземпляра *Melandrium affine*, которые цвели по 2—3 раза (примерно каждые 3 месяца). У этих особей было отмечено состояние, которое условно можно определить как период покоя: после цветения часть листьев отмирала, затем появлялись новые, после чего наступала новая фаза цветения. Эти растения погибли после 2-го или 3-го цветения.

У 3 видов *Draba* было много цветущих особей, которые продолжали расти и после образования семян. Но 2-е цветение было только у *D. cinerea*. Необходимо отметить, что многие растения во время опыта были покрыты тлями. Особенно были подвержены их нашествию крестоцветные и камнеломки. Можно предположить, что следующее цветение у многих особей было остановлено активной деятельностью тлей.

Более 1 раза цвели многие особи злаков. Точнее, у большинства особей периодически появлялись метелки, а отчетливое цветение определить иногда было трудно. Многие особи остались живыми до конца эксперимента.

У 3 видов (*Draba cinerea*, *Poa abbreviata* и *Melandrium affine*) образовались жизнеспособные семена (табл. II), из которых в горшках успешно выросли новые растения (табл. III). Новое потомство появилось и из бульбочек *Saxifraga cernua*.

6 видов в эксперименте не зацвели (*Papaver radicatum*, *Poa glauca*, *Potentilla* sp., *Saxifraga oppositifolia*, *S. tricuspidata* и *Carex* cf. *nardina*). Растения этих видов либо плохо росли, либо погибали до достижения размера, необходимого для репродуктивной фазы (например, у *Papaver radicatum* и *Potentilla* sp.), либо они нормально развивались вегетативно, но не цвели. Мы пока затрудняемся четко определить, было ли необходимо этим видам для цветения достигнуть подходящего размера или же требовались какие-то изменения в режиме освещения и тепла.

Обсуждение результатов

Банк семян и их жизнеспособность. Для ландшафтов полярных пустынь Канадской Арктики характерны скальные обломки и эрратические валуны, между которыми аккумулируется мелкозем — продукт выветривания скальных пород. Его поверхность часто спрессована и представляет собой тонкую корочку, сцементированную водорослями, грибами и осадковыми солями (Cameron, 1969). Такое состояние поверхности препятствует проникновению семян вглубь, что, в соединении с другими неблагоприятными факторами, как например, холодная поверхность грунта, короткий вегетационный период и недостаток воды, безусловно затрудняет прорастание семян и укоренение проростков. Часть семян в таких условиях все же проникает в почву, некоторые из них прорастают и часть проростков развивается до взрослого состояния и достигает стадии цветения.

Уменьшение запаса жизнеспособных семян в почве с увеличением географической широты и высоты над уровнем моря может быть связано со снижением семенной продуктивности (Fox, 1983). Известно, что в пределах одного ландшафта в более благоприятных местообитаниях образуется больше семян, чем в менее благоприятных. Это справедливо и для высоких широт (Bliss et al., 1984). Поскольку биомасса и продуктивность растений полярных пустынь очень низки, предположительно и запас семян в почвах должен быть бедным. Однако это предположение не подтверждено конкретными данными. Напротив, мы обнаружили, что даже в таких флористически бедных местообитаниях как наши участки, содержатся запасы семян, вполне сравнимые по размерам и разнообразию с банками семян некоторых более богатых высокоарктических участков растительности, как например, полярные оазисы в фиорде Александры (о-в Элсмир) на той же широте (79° с. ш.). Для этого района Freedman с соавт. (1982), изучавшие запасы семян на высоком береговом вале (6 видов сосудистых растений, проективное покрытие 43 %), в кустарничковом сообществе (10 видов, 35 %) и в болоте (1 вид, 48 %), приводят данные о плотности семян: 131, 56 и 1 семян/м^2 соответственно. В том же районе банки семян нарушенных местообитаний значительно богаче: 454 на щебнистом валу, 954 на морском берегу и 7810 шт. семян/м^2 на песцовой норе.

Тот факт, что в крайне флористически обедненной полярной пустыне имеется много семян, и их запас больше, чем на более богатых участках полупустыни и тундры, можно объяснить либо пропорционально более высокой продуктивностью семян, либо более низкой возможностью успешного прорастания семян и тем самым их накоплением в почве и, как следствие, более длинным генеративным циклом в холодной почве полярной пустыни. По нашим данным на о-ве Элсмир отношение «запас семян в почве/число проросших семян» выше в более экстремальных биотопах. Например, в очень холодное и короткое лето 1989 г. арктические маки цвели как на вершине доломитов, так и в долине, но в опыте проросли (хотя и с очень низкой — всего 18 % — всхожестью) только семена растений из долины, а семена маков с вершины доломитов не проросли (Lévesque, Svoboda, 1992). По-видимому, в наиболее суровых условиях жизнеспособные семена формируются только в самые благоприятные годы и постепенно добавляются к долговременному банку семян.

Высказывалось мнение, что в полярных пустынях возобновление растений семенным путем — довольно редкое явление, но еще более проблематично там вегетативное размножение (Bell, Bliss, 1980). Ряд исследований последних лет, в том числе и наше, позволяют все же предположить, что хотя проростки выживают довольно редко в стрессовой ситуации полярной пустыни, тем не менее, семенное возобновление — более важный фактор расселения, нежели вегетативное разрастание. Так, в результате исследования, выполненного Ph. Wookey с соавт. (1993), было сделано заключение, что в хорошие годы высокоарктический вид *Dryas octopetala* получает преимущество в расселении благодаря обильному переносу семян, в то время как субарктический вид *Empetrum hermaphroditum* ничего не выигрывает от такой стратегии. Это объясняется тем, что на свободной от растительности поверхности полярной полупустыни обильный поток семян увеличивает шанс на успешное семенное возобновление, в то время как в условиях сплошного покрова зарослей кустарничков такие возможности ограничены.

Относительно высокий запас семян в почвах полярной пустыни может благоприятно сказаться при прогнозируемом глобальном потеплении климата. Но необходимо иметь в виду, что в целом потепление может оказаться негативным фактором для растительности из-за вероятного повышения сухости местообитаний.

Наибольшее число проростков в нашем опыте было у рудеральных (в понимании J. Grime, 1979) видов, которые лучше всего приспособлены для заселения свободных и нарушенных территорий. Несмотря на близость к нашим участкам местообитания, где цвели *Dryas integrifolia*, *Salix arctica* и *Cassiope tetragona*, в опыте среди проросших семян не было ни одного из этих важнейших арктических видов. Возможными причинами этого могут быть: для *Salix arctica* — ограниченная продолжительность всхожести семян (Bell, Bliss, 1980), для 2 других видов — неадекватность условий нарушения покоя и прорастания.

Присутствие взрослых растений увеличивает возможность появления проростков в непосредственной от них близости. По нашим наблюдениям, обычно вблизи взрослого растения имелись проростки того же самого вида, которые, вероятно, и происходили от данного экземпляра. Но иногда это были проростки и других видов. Вероятно, взрослое растение действует как своеобразная «ловушка» для любых семян, а кроме того, создает благоприятные условия для дальнейшего укоренения проростков.

То, что на более бедных доломитовых участках было больше жизнеспособных семян, чем на гранитных (63 и 44 % соответственно), может быть связано как с природой субстрата, так и с продолжительностью всхожести семян в почве. Так, известно, что в альпийских экосистемах, в зависимости от текстуры субстрата и морфологии семян, семена могут проникать в почву и там накапливаться или же оставаться на поверхности и тем самым подвергаться опасности механического удаления (Chambers et al., 1991). В нашем исследовании пористость почв гранитных участков, вероятно, позволяет семенам проникать в глубокие слои, в то время как более компактный доломитовый субстрат препятствует этому. Морозные явления в почве также могут играть важную роль в перемещении семян по почвенному профилю, но на наших опытных участках криогенные процессы замедлены, поэтому поверхность почвы достаточно стабильна (S. Koizumi, личное сообщение, 1991). Температурный режим и условия увлажнения на доломитах и гранитах также различны и могут, вероятно, влиять на жизнеспособность семян в почве (Murdoch, Ellis, 1992). Предполагаемые дальнейшие исследования в этом направлении должны ответить на многие поставленные в данной работе вопросы.

Развитие проростков. Способность некоторых высокоарктических видов пройти за несколько месяцев полный генеративный цикл от прорастания до продуцирования новых семян в условиях, несвойственных им в природе, оказалась неожиданным и не предполагавшимся при постановке опыта результатом, который требует дальнейшего осмысления. Но некоторые заключения можно все же высказать.

Установлено, что при определенных условиях некоторые арктические растения могут последовательно проходить все стадии репродуктивного развития, пока эти условия благоприятны. В эксперименте эти условия были постоянны. Никаких дополнительных манипуляций с освещенностью или температурой для стимуляции цветения не проводили. Повторное цветение наступало без стимуляции световым режимом и без каких-либо признаков «весеннего» пробуждения.

Начиная со специальных работ T. Sørensen (1941), известно, что в естественных условиях высокой Арктики для прохождения полного генеративного цикла растениям требуется более 1 года (Вихирева-Василькова, 1962; Гаврилюк, 1966; Деева, 1980) с учетом того, что развитие растений приостанавливается на долгий период зимнего покоя, который в полярных пустынях в 5 раз длиннее периода вегетации. Период в 5 недель в контролируемых условиях опыта при t = 18 °С эквивалентен примерно 1400 дням в условиях полярных пустынь с температурой выше 0 °С. На участках, где были взяты образцы, такая сумма температур набирается, примерно, за 2 года в наиболее благоприятных местообитаниях (например, участки *G1*, *G2* и *G3*) и более, чем за 4 года в более экстремальных биотопах (например, участки *D4*, *D5* и *D6*). По результатам опыта возникает вопрос: необходим ли арктическим растениям период покоя для прохождения полного генеративного цикла или это всего лишь вынужденная остановка в их развитии?

Результаты опыта поставили и такой вопрос: не может ли быть статус многолетников у некоторых арктических видов (в эксперименте — *Braya purpurascens*, *Cardamine bellidifolia* и *Erisimum pallasii*) следствием суровых условий, продлевающих их вегетативное развитие на несколько лет до формирования генеративных органов. Способность же нескольких других (в опыте) видов проходить повторно генеративную фазу даже без периода покоя демонстрирует их принадлежность к настоящим многолетникам.

Представляет интерес и такое наблюдение. Большинство видов, которые в опыте не только имели всхожие семена, но за короткий период достигли стадии цветения и дали семена, относятся к мелким травянистым растениям, имеющим высокую встречаемость в естественных условиях полярных пустынь (например многие виды рода *Draba*). У кустарничков, образующих крупные шпалеры (*Salix arctica*, *Dryas integrifolia*), семена оказались невсхожими. Может быть это отражение разных жизненных стратегий. Мелким травянистым растениям для поддержания популяции необходим быстрый и успешный репродуктивный процесс. Напротив, устойчивость популяций медленно растущих шпалерных кустарничков, которые, подобно древесным видам в более южных широтах, обычно имеют меньшее число, но зато длительно живущих особей, больше зависит от способности этих растений выживать в суровых условиях, чем от быстрого производства потомства. Именно они и доминируют в большинстве растительных сообществ в высоких широтах на островах Канадского Арктического Архипелага.

Безусловно, для ответа на эти и другие вопросы необходимы дальнейшие исследования, в том числе и установление факторов, обусловливающих стимуляцию генеративной фазы у арктических растений. Как общий предварительный вывод можно заключить, что для арктических растений скорее характерна пассивная стратегия жизненного цикла. При адекватных условиях, в частности теплового режима, растение может пройти все репродуктивные стадии быстро и без периода покоя. В общем плане это означает, что арктические виды скорее толерантны к экстремальным условиям высоких широт, чем адаптированы к ним.

Авторы благодарны д-ру P. W. Ball за помощь в определении проростков наиболее трудных таксонов сосудистых растений, а также выражают искреннюю признательность за помощь, как в полевых, так и в лабораторных условиях Glenda A. Jones, April Ferguson и Hala Ali. Мы также искренне благодарны д-ру Надежде Матвеевой (Ботанический институт, С.-Петербург) за интерес, проявленный к нашим исследованиям, и, конечно, за перевод и подготовку к печати данной работы.

Исследования были выполнены благодаря грантам фондов NSERC и NSTP/DIAND и поддержке стипендии Экологических исследований программы Tri-Council Green Plan. Полевые работы были возможны благодаря поддержке Polar Continental Shelf Project.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вихирева-Василькова В. В. О почках возобновления арктических растений // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 8. С. 1141—1151.

Деева Н. М. Сезонное развитие растений и растительных сообществ Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы таймырской тундры. Л., 1980. С. 59—96.

Гаврилюк В. А. К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.—Л., 1966. Вып. 8. С. 226—267.

Ходачек Е. А. Запас семян в почвах Таймыра и полярных пустынь Северной Земли // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 896—908.

Ходачек Е. А. Особенности прорастания семян арктических растений (Западный Таймыр) // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 2. С. 15—27.

Ходачек Е. А. Прорастание семян арктических растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993б. С. 126—134.

Archibold O. W. A comparison of seed reserves in arctic, subarctic, and alpine soils // Can. Field Naturalist. 1984. Vol. 98. P. 337—344.

Bell K. L., Bliss L. C. Plant reproduction in a high arctic environment // Arct. Alp. Res. 1980. Vol. 12. P. 1—10.

Bliss L. C. Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a high Arctic Ecosystem. Edmonton, Alberta, 1977. 714 p.

Bliss L. C., Svoboda J., Bliss D. I. Polar deserts, their plant cover and plant production in the Canadian High Arctic // Holarctic Ecology. 1984. Vol. 7. P. 305—324.

Cameron R. E. Cold desert characteristics and problems relevant to other arid lands // Arid lands in perspective. Tucson, Arizona, 1969. P. 167—205.

Chambers J. C., MacMahon J. A., Haefner J. H. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology // Ecology. 1991. Vol. 72. P. 1668—1677.

Fox L. R. Germinable seed banks of interior Alaskan U.S.A. tundra // Arct. Alp. Res. 1983. Vol. 15. P. 405—412.

Freedman B., Hill N., Svoboda J., Henry G. Seed banks and seedling occurrence in a high arctic oasis at Alexandra Fjord, Ellesmere Island, Canada // Can. J. Bot. 1982. Vol. 60. P. 2112—2118.

Grime P. Plant strategies, and vegetation processes. Toronto, 1979. 222 p.

Johnson E. A. Buried seed populations in the subarctic forest east of Great Slave Lake, Northwest Territories // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. P. 2933—2941.

Lévesque E., Svoboda J. Growth of arctic poppy in contrasting habitats of a polar oasis and a polar desert // Musk-Ox. 1992. Vol. 39. P. 148—156.

McGraw J. B., Vavrek M. C. The role of buried viable seeds in arctic and alpine plant communities // Ecology of Soil Seed Banks. San Diego, 1989. P. 91—106.

Milton W. E. J. The occurrence of buried viable seeds in soils at different elevations and in a salt marsh // J. Ecology. 1939. Vol. 27. P. 149—159.

Murdoch A. J., *Ellis R. H.* Longevity, viability and dormancy // Seeds, the ecology of regeneration in plant communities. Wallingford, UK, 1992. P. 193—229.

Porsild A. E., *Cody W. J.* Vascular plants of continental Northwest Territories, Canada. Ottawa, 1980. 667 p.

Socal R. R., *Rohlf F. J.* Biometry. 2-nd ed. New York, 1981. 895 p.

Sørensen T. Temperature relation and phenology of the Northeast Greenland flowering plants // Medd. Grønland. 1941. Bd 125. N 9. P. 305.

Wookey P. A., *Parsons A. N.*, *Welker J. M.* et al. Comparative responses of phenology and reproductive development to simulated environmental change in subarctic and high arctic plants // Oikos. 1993. Vol. 67. P. 490—502.

Zar J. H. Biostatistical analysis. 2-nd ed. New Jersey, 1984. 718 p.

Университет Торонто
Онтарио, Канада

Получено 23 II 1996

SUMMARY

The study of the germinable seed bank in the surface soil that was estimated in 14 polar desert stands located along two altitudinal gradients, one with a granitic, the other with a dolomitic substrates (ranging from 330 to 760 m A. S. L.), in Sverdrup Pass (79° N), Ellesmere Island, Canada, showed that the number of viable seeds/m^2 varied within a site, and among the sites. Soil collected in the proximity of an established individual produced higher numbers of seedlings while sites with higher plant cover resulted in higher seed bank. Dicotyledons represented 72 % while monocotyledons shared only 28 % of the total emerging seedlings. Identifiable seedlings were all from species that were also present as adults on the site or in close proximit to the site. In the experiment where the seedlings were maintained and allowed to grow as mature plants under controlled constant conditions for a period of up to 2 years, many species flowered without any cues from changes in temperature or light. Some flowered more than once and a few species even produced seeds of which new seedlings established (e. g. *Draba subcapitata*, *Melandrium affine* and *Poa abbreviata*). Further studies will be necessary to establish the factors necessary for the stimulation of flower production in various arctic plants, but these preliminary observations show that certain arctic plant species do not need specific temperature or light cues to produce flowers.

УДК 581.553 : 582.26(265.53)

© Л. П. Перестенко

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЛИТОРАЛИ И СУБЛИТОРАЛИ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

L. P. PERESTENKO. LITTORAL AND SUBLITTORAL VEGETATION OF THE EASTERN KAMCHATKA

Обсуждаются видовой состав, структура и распределение фитоценозов на шельфе восточной Камчатки, а также роль красных, бурых и зеленых водорослей в их сложении.

Первые сведения о водорослях Камчатки появились в 1768 г. в книге С. Г. Гмелина (Gmelin, 1768), использовавшего восточнокамчатскую коллекцию Г. Стеллера и западнокамчатскую коллекцию С. П. Крашенинникова. По камчатским сборам Гмелиным были описаны виды *Fucus rosa-marina* (*=Constantinea rosa-marina*) и *Ulva glandiformis* (*=Halosaccion glandiforme*). Сведения о водорослях Камчатки по материалам Мертенса, Постельса и Кастальского были опубликованы А. Постельсом и Ф. Рупрехтом (1840). Список камчатских водорослей увеличился на 14 видов. Позднее, в 70—80-е годы XIX в. водоросли здесь собирали Н. А. Гребницкий, д-р Добротворский, а в 1908—1909 гг. — В. П. Савич в экспедиции Ф. П. Рябушинского.

Изучение морских водорослей как государственная долговременная научная программа началась в стране в 20-е годы текущего столетия, вначале в районах массового произрастания промысловых водорослей, позднее — в связи с изучением экосистем шельфа. У берегов Камчатки водоросли собирали гидробиологи Камчатской морской станции Гидрологического института и Камчатского отряда Дальневосточного научно-исследовательского института. На этом и ранее собранном материале были опубликованы статьи T. Arwidsson (1932) и Е. С. Зиновой (1933, 1954).

Особо следует остановиться на статье Arwidsson (1932), в которой суммируются опубликованные к тому времени данные по водорослям Камчатки. Статья была написана по поводу небольшой коллекции водорослей, собранной в шведской Камчатской экспедиции E. Hulten (1920—1922 гг.). Автор дает аннотированный список 57 видов. Из списка Гмелина приводится как растущий на Камчатке *Fucus turbinatus*, или *Turbinaria decurrens* (возможно, *T. conoides*). Нет сомнения, что указанный тропический род у берегов Камчатки не встречается. Вероятнее всего, в руки Гмелина попали сборы В. Вальтона у о-ва Хонсю (или Сикоку), когда его судно в составе экспедиции М. П. Шпанберга к Японии и Курильским о-вам летом 1739 г. спустилось до 33° 28′ с. ш., и была произведена высадка на берег.

Планомерное изучение водорослей Камчатки с использованием легководолазного снаряжения началось в 60-е годы. Экспедиции Всесоюзного и Тихоокеанского научно-исследовательских институтов рыбного хозяйства и океанографии, Института биологии моря Дальневосточного центра АН СССР, Зоологического института (ЗИН) АН СССР и Камчатского отдела природопользования Института географии АН СССР обследовали западное и восточное побережья Камчатки. Результаты были опубликованы участниками экспедиций в виде флористических списков и описаний растительности (Возжинская, 1965а, б, 1966; Блинова, 1968, 1969; Блинова, Гусарова, 1970, 1971; Блинова, Возжинская, 1974; Клочкова, 1976, 1977; Виноградова, 1978; Виноградова и др., 1978; Гусарова, 1987; Селиванова, 1987, 1988а, б; Суховеева, Клочкова, 1990). Описания растительности содержат, в основном, количественные данные и сведения о распространении и распределении доминирующих поясообразующих промысловых видов. Фитоценотических описаний нет.

Экспедиция ЗИН АН СССР к берегам Камчатки в 1975 г. обследовала шельф от мыса Ольги (Кроноцкий залив) до мыса Олюторского (Олюторский залив). Водоросли изучались в составе биоценозов по методике, разработанной в Лаборатории морских исследований ЗИН (Голиков, Скарлато, 1965). Были выделены фитоценозы, ассоциации и формации, описаны их видовой и количественный состав (Перестенко, 1996а, б). В настоящей статье дано заключение об их составе и закономерностях распределения.

В литоральной зоне по всему обследованному побережью в открытых местообитаниях в верхнем горизонте простираются сообщества монодоминантной ассоциации Gloiopeltis furcata. В Кроноцком заливе в состав фитоценозов этой ассоциации входят *Porphyra pseudolinearis*,[1] *Blidingia minima*, ювенильный *Fucus evanescens*. Биомасса *Gloiopeltis furcata* составляет 92.5—100.7 г/м² (93 % общей биомассы). К северу фитоценозы по составу обедняются, а биомасса доминирующего вида увеличивается. На мысе Африка и в Олюторском заливе в состав фитоценозов, кроме доминирующего вида, входит только ювенильный *Fucus evanescens*. В бухте Южной Глубокой биомасса *Gloiopeltis furcata* достигает 487.5 г/м² (90 %). По восточному открытому и прибойному побережью о-ва Карагинского фитоценозы образованы только *G. furcata*.

В среднем горизонте простирается несколько формаций. Наиболее распространены формации, образуемые *Fucus evanescens* и *Halosaccion hydrophorum*. Фитоценозы Fucus evanescens монодоминантные, 3-слойные. Второстепенные слои слагаются нитевидными и шнуровидными, кустистыми и неразветвленными водорослями. Сопутствующие виды растут преимущественно в мелких, заполненных водой выбоинах в скале, а также в лужах, и поэтому состав этой группы довольно разнообразен. Повсюду в фитоценозах наиболее распространены *Pterosiphonia bipinnata*, *Neorhodomela larix*, *Scytosiphon lomentaria*. В Кроноцком заливе растут *Chordaria flagelliformis*, *Dumontia contorta*, *Palmaria stenogona*, *Corallina pilulifera*. На мысе Африка в выбоинах появляются *Analipus filiformis*, *Ralfsia fungiformis*, *Melanosiphon intestinalis*, *Mazzaella phyllocarpa*, *Odonthalia annae*, *Dumontia contorta*, *Mastocarpus pacificus*. Субдоминантами являются *Pterosiphonia bipinnata* и *Neorhodomela larix* с эпифитом *Chaetomorpha tortuosa*. В более открытых местообитаниях на восточном берегу о-ва Карагинского в лужах разрастается *Halosaccion hydrophorum*, появляются *Gloiopeltis furcata*, *Ceramium kondoi*; на мысе Ара в бухте Гека (залив Корфа) — *Acrosiphonia sonderi*, *Ulva fenestrata*, *Corallina pilulifera*. На плоском рифе в нижнем горизонте субдоминантом становится *Porphyra pseudolinearis*. Общая биомасса в ассоциации — 1000—3000 г/м². Суммарная биомасса красных водорослей — 150—900 г/м² (5—35 %). Из них биомасса *Pterosiphonia bipinnata* составляет 330—450 г/м², *Neorhodomela larix* — до 865 г/м², *Halosaccion hydrophorum* — до 645 г/м², *Corallina pilulifera* — до 230 г/м².

Формация Halosaccion hydrophorum простирается в открытых местообитаниях — на мысах бухт в верхнем или нижнем этаже среднего горизонта, выше формации Fucus evanescens. В фитоценозах *Halosaccion hydrophorum* доминирует один, либо вместе с *Porphyra pseudolinearis* и *Fucus evanescens*. Существуют фитоценозы, переходные к таковым из *Fucus evanescens* и *Porphyra pseudolinearis*. Доминанты принадлежат к разным экобиоморфам, но *Fucus evanescens* и *Halosaccion hydrophorum* слагают 1 слой, так как *Fucus evanescens* в этой формации представлен проростками 1—2.5 см дл. *Porphyra pseudolinearis* при большой биомассе и значительной плотности поселений становится эдификатором, а *Halosaccion hydrophorum* — субдоминантом. Состав сопутствующих видов довольно беден. Среди них отмечены: в Кроноцком заливе — *Palmaria stenogona* (проростки); на мысе Африка — *Halosaccion microsporum*; в заливе Корфа — *Porphyra pseudolinearis*, *Mazzaella phyllocarpa*, *Blidingia minima*, *Petalonia fascia*, *Acrosiphonia sonderi*; в Олюторском заливе — *Melanosiphon intestinalis*, *Scytosiphon lomentaria*, *Pilayella littoralis*, *Petalonia fascia*. Общая биомасса в фитоценозах составляет 1000—3500 г/м²; биомасса доминирующих видов — 1000—1900 г/м² (40—95 %); суммарная биомасса красных водорослей составляет 80—100 % общей биомассы. *Porphyra pseudolinearis* на скалистом грунте развивается в среднем горизонте, формируя ассоциацию; с увеличением прибойности водоросль расселяется в верхний горизонт. В нижнем горизонте она образует фитоценозы на каменистых россыпях, а на плоских рифах в качестве субдоминанта входит в состав фитоценозов Fucus evanescens. На границе среднего и нижнего горизонтов небольшую узкую ассоциацию образует *Pterosiphonia bipinnata*. В среднем и нижнем горизонтах распространена асс. Blidingia minima; образует ассоциацию и вид *Neorhodomela larix*, который в верхнем горизонте поселяется исключительно в литоральных лужах.

---

[1] Латинские названия водорослей приведены по сводкам К. Л. Виноградовой (1979) и Л. П. Перестенко (1980, 1994).

В верхнем этаже нижнего горизонта повсюду господствуют красные водоросли. В Авачинском заливе здесь располагается монодоминантная асс. Palmaria stenogona. Биомасса этой водоросли достигает 2000 г/м². На рифах в защищенных местообитаниях поселяется *Halosaccion microsporum* (который с увеличением прибойности поднимается в средний горизонт). Фитоценозы этого вида имеют 2-слойную структуру, большую биомассу и большую плотность поселений. На мысе Африка среди сопутствующих видов отмечены *Palmaria stenogona*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Petalonia fascia*, *Blidingia minima*, *Acrosiphonia sonderi*. Биомасса доминирующего вида *Halosaccion microsporum* — 5500 г/м², сопутствующих видов — 45—350 г/м².

На рифах в верхнем этаже нижнего горизонта образуется формация бурых водорослей Chordaria flagelliformis + Petalonia fascia + Scytosiphon lomentaria. Фитоценозы в ней 2-слойные, в них преобладают бурые водоросли. Из красных водорослей в состав этих фитоценозов входят *Pterosiphonia bipinnata*, *Halosaccion hydrophorum*. Из них преобладает *Pterosiphonia bipinnata* (биомасса 15—135 г/м², до 15 % общей биомассы). Следует отметить, что в густых поселениях бурых водорослей с большой биомассой (1700—1800 г/м²) красные водоросли не растут.

В нижнем этаже нижнего горизонта начинается формация Alaria marginata + Laminaria bongardiana—известковые водоросли. О ней речь пойдет далее. Отметим только, что на литорали фитоценозы этой формации богаче видами, чем в сублиторали. Здесь растут *Palmaria stenogona*, *Halosaccion microsporum*, *Petalonia fascia*, *Acrosiphonia sonderi*, *Chordaria flagelliformis*, *Clathromorphum circumscriptum*. Среди красных водорослей самая большая биомасса у *Halosaccion microsporum* (225 г/м², 21 %) и *Palmaria stenogona* (350 г/м², 9 %).

На мысе Африка в нижнем этаже нижнего горизонта располагается фитоценоз Alaria angusta (единственное местонахождение данного вида на Камчатке).

По всему восточнокамчатскому шельфу в сублиторальной зоне на скалистых и каменистых грунтах на глубине 1—4 м (местами до глубины 8 м; в бухте Анана — на глубине 5—8 м) простирается формация, образуемая *Alaria marginata*, *Laminaria bongardiana* и известковыми водорослями. В полузащищенных условиях в фитоценозах преобладает *Laminaria bongardiana*. С увеличением прибойности соотношение между видами изменяется, численность и биомасса *Alaria marginata* возрастают. На совершенно открытых участках побережья *A. marginata* образует монодоминантные фитоценозы. Глубже располагается формация, образуемая *Laminaria yezoensis* и *L. bongardiana*. В бухтах она простирается на глубине 6—12 м, в открытых местообитаниях — на глубине до 18—20 м. На этих же глубинах повсеместно образуются фитоценозы Neoptilota asplenioides. На глубинах 11—18, 18—28 м господствует формация известковых водорослей: *Bossiella cretacea* и видов рода *Clathromorphum*. Создает сообщества вид *Turnerella mertensiana*.

В защищенных и удаленных от открытых морских пространств местообитаниях (в Карагинском заливе в бухте Укинской и в проливе Литке) растительность иная. Роль нитчатых бурых водорослей возрастает. На глубине 0—3 м простирается формация *Fucus evanescens*, столь характерная для северных районов побережья, а на глубине 2—9 м — формация, образуемая нитчатыми бурыми водорослями Chordaria flagelliformis + Dictyosiphon foeniculaceus + Chorda filum + Eudesme virescens. С глубиной она сменяется формацией Agarum clathratum (=*A. cribrosum*) или формацией Laminaria gurjanovae. У мысов бухт, удаленных от открытых морских пространств (бухта Оссора в проливе Литке) на глубине 3—6 м формируется ассоциация известковых и мелких красных водорослей.

На характере растительности сказываются не только биономические различия, но и различия водных масс, омывающих побережье Камчатки. Растительность тихоокеанского побережья существенно отличается от растительности беринговоморского побережья. К берегам юго-восточной Камчатки распространяются *Arthrothamnus bifidus*, *Thalassiophyllum clathrus* и *Alaria fistulosa*, образующие характерные островные курильские сообщества. Один из видов (*Arthrothamnus bifidus*) заходит в Берингово море к побережью о-ва Карагинского, которое, по-видимому, омывается струями тихоокеанской воды, включенными в циклоническую циркуляцию юго-западной части моря между Командорскими о-вами и мысом Олюторским.

К северу от Карагинского залива бентосная растительность Камчатки полностью теряет черты островной и становится более однообразной. Здесь ведущими ценобионтами становятся *Laminaria bongardiana*, *L. yezoensis*, *L. gurjanovae*, *Alaria marginata* и *Agarum clathratum*. В Анадырском заливе (Толстикова, 1980) распространены сообщества *Alaria macroptera* (=*A. marginata*), *Laminaria gurjanovae* и *Agarum clathratum*.

Большинство видов красных водорослей входит в число субдоминирующих и сопутствующих видов. Но там, где поселения ламинариевых изреживаются или исчезают, а также на глубинах, где ламинариевые не доминируют, красные водоросли разрастаются и формируют сообщества. Наиболее распространены формации *Neoptilota asplenioides* и известковых кораллиновых водорослей. Доминирующие виды, слагающие главный слой в формации Alaria marginata + Laminaria bongardiana—известковые водоросли, образуют смешанные поселения. Второстепенный слой сложен корковыми известковыми водорослями — видами рода *Clathromorphum*. Биомасса в этой формации значительна — 2540—10 000 г/м^2. Роль красных водорослей, за исключением известковых, в фитоценозах невелика. В Кроноцком заливе их биомасса местами составляет около 2 % общей биомассы. Среди сопутствующих видов отмечены *Polysiphonia urceolata*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Palmaria stenogona*, *Porphyra miniata*, *P. variegata*, *Neoptilota asplenioides*, *Rhodomela tenuissima*, *Ceramium kondoi*. Виды рода *Clathromorphum* покрывают поверхность скал и камней на 50—90 %. Состав сопутствующих видов и глубина распространения фитоценозов меняются по побережью. В Кроноцком и Авачинском заливах эта формация распространена на глубине 0—3(4) м, в заливах Корфа и Олюторском — на глубине 3—6 м. В заливе Корфа среди сопутствующих видов обнаружены *Rhodymenia pertusa*, *Palmaria stenogona*, *Odonthalia ochotensis*, *Polysiphonia urceolata*, *Rhodomela sibirica*, *Halosaccion firmum*, *Pterosiphonia bipinnata*. Субдоминантами по-прежнему остаются корковые известковые водоросли, биомасса которых достигает 1350 г/м^2 при покрытии ими поверхности дна на 90 %. Когда же поселения ламинариевых изреживаются, роль красных водорослей в фитоценозах возрастает. Их биомасса и численность увеличиваются. Например, у мыса Ара на глубине 4 м *Rhodomela sibirica* и *Neoptilota asplenioides* слагают второстепенный слой. Доля красных водорослей в общей биомассе увеличивается до 50 %. В Олюторском заливе в состав фитоценозов входят *N. asplenioides*, *Ptilota filicina*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Phycodrys riggii*, *Euthora cristata*, виды родов *Clathromorphum*, *Porphyra*. Их биомассы местами невелики (менее 1 % общей биомассы). В отсутствие поселений ламинариевых на этих глубинах в более защищенных местообитаниях (в бухте Русской на глубине 6—7 м) разрастается *Pterosiphonia bipinnata* (до 80 %); сопутствующие виды — *Chordaria* *flagelliformis*, *Ulvaria splendens*. В защищенных условиях, в кутах бухт, образуются полидоминантные фитоценозы. В куту бухты Гека (залив Корфа) на каменисто-гравийном грунте на глубине 1 м исследован фитоценоз Laminaria bongardiana + Alaria marginata—Fucus evanescens—Neorhodomela larix. В его состав входят *Palmaria stenogona*, *Halosaccion hydrophorum*, *Dumontia contorta*, *Ceramium kondoi*, *Ulva fenestrata*. Общая биомасса в фитоценозе — 1420 г/м², биомасса красных водорослей составляет около 40 %.

В Кроноцком заливе на глубине 2—4 м появляются поселения *Arthrothamnus bifidus*, входящие в состав фитоценозов, слагаемых *Alaria marginata*, *Laminaria bongardiana* и *L. yezoensis*. Общая биомасса в этих фитоценозах — 7500 г/м². Состав сопутствующих видов здесь несколько иной. Появляется *Tokidadendron kurilense*, исчезают *Pterosiphonia bipinnata*, *Rhodomela sibirica*. Среди сопутствующих видов наибольшая биомасса у *Neoptilota asplenioides* и *Palmaria stenogona*. Но в целом биомасса красных водорослей составляет лишь несколько процентов от общей биомассы.

На прибойных мысах (мыс Африка, мысы восточного берега о-ва Карагинского, бухт Гека и Южной Глубокой) *Alaria marginata* образует монодоминантные поселения. Субдоминантом здесь являются виды рода *Clathromorphum*. На глубине 2—4 м формация Alaria marginata + Laminaria bongardiana—известковые водоросли сменяется формацией Arthrothamnus bifidus + Alaria marginata + Laminaria sp. sp., которая простирается до глубины 6—15 м. Эта формация представлена фитоценозом Arthrothamnus bifidus на мысе Африка и на восточном берегу о-ва Карагинского и фитоценозом Laminaria bongardiana + Arthrothamnus bifidus на мысе бухты Ольги в Кроноцком заливе. Биомасса и плотность поселений ламинариевых в этой формации велики (5000—10 000 г/м²), и это сказывается на сопутствующих видах: их поселения разрежены, а биомасса составляет не больше 5 % общей биомассы. Повсеместно из сопутствующих видов распространен лишь *Neoptilota asplenioides*. В целом же состав этой группы меняется от фитоценоза к фитоценозу. На глубине 7—8 м эта формация в определенных условиях сменяется формацией Alaria fistulosa. В ней биомасса ламинариевых водорослей также велика — до 16 600 г/м², а биомасса красных водорослей незначительна. Из сопутствующих видов прежде всего следует назвать *Neoptilota asplenioides*, из других видов — *Euthora cristata*, *Mazzaella phyllocarpa*, виды рода *Clathromorphum*. Виды, слагающие главный слой названных формаций, принадлежат к одной экобиоморфе.

Весьма своеобразную формацию образуют в Кроноцком и Камчатском заливах виды *Thalassiophyllum clathrus* и *Agarum clathratum*, принадлежащие к другой, резко отличающейся экобиоморфе: слоевища обоих видов неламинарной формы, обильно продырявлены и не полегают на грунте. Эта формация образуется на скалистых грунтах в открытых и полузащищенных местообитаниях на глубине 8—16 м. Биомасса в исследованных фитоценозах варьирует от 450 до 2400 г/м². В Кроноцком заливе в бухте Моржовой *Thalassiophyllum clathrus* образует поселения на отвесной скале. Ему сопутствуют *Pterosiphonia bipinnata*, *Chordaria flagelliformis* и *Ulva fenestrata*. В бухте Ольги на мысе на глубине 7—8 м *Thalassiophyllum clathrus* входит в число субдоминантов фитоценоза Laminaria sp.—Palmaria stenogona—Turnerella mertensiana. На мысе Африка он становится кондоминантом в фитоценозе Agarum clathratum + Thalassiophyllum clathrus. Биомасса сопутствующих видов невелика: 200—300 г/м². Среди них преобладают *Ptilota filicina*, *Constantinea rosa-marina*, *Turnerella mertensiana*. *Neoptilota asplenioides* и *Callophyllis rhynchocarpa* малочисленны.

Формация Laminaria bongardiana + L. yezoensis—Neoptilota asplenioides состоит из 2 слоев. Главный слой слагается видами ламинарий, принадлежащими к одной экобиоморфе. Второстепенный слой образован *Neoptilota asplenioides*. Биомасса в исследованных фитоценозах (бухты Южная Глубокая и Гека) невелика: 750—2000 г/м². *Laminaria bongardiana* образует местами более густые поселения, чем *L. yezoensis*, и это сказывается на плотности и биомассе поселений сопутствующих идов. Состав сопутствующих видов в этой формации богаче, чем в формации Alaria narginata + Laminaria bongardiana—известковые водоросли. Среди них *Odonthalia chotensis*, *Mazzaella phyllocarpa*, *Rhodomela tenuissima*, *R. sibirica* с эпифитами *Hymenena ruthenica* и *Membranoptera beringiana*, *Cirrulicarpus ruprechtianum*, *Turnerella mertensiana*, *Ptilota filicina*, *Rhodymenia pertusa*, *Opuntiella ornata*, *Euthora cristata*, *Phycodrys riggii*, *Bossiella cretacea*. Биомасса каждого из них не превышает 100 г/м², и только биомасса *Neoptilota asplenioides* доходит до 330 г/м² (на отдельных станциях до 750 г/м²). Общая биомасса сопутствующих видов в этой формации составляет 10—50 %.

Как уже говорилось, на этих глубинах образуется также формация Neoptilota asplenioides. В тех условиях, где поселения ламинариевых изреживаются или исчезают, преобладают красные водоросли, и в первую очередь *N. asplenioides*. Наиболее густые поселения *N. asplenioides* встречены на глубинах 8—16 м. Максимальная биомасса вида — 8435 г/м² — зарегистрирована у мыса бухты Гека (залив Корфа) на глубине 13 м, но чаще всего она не превышает 1500 г/м². Поселения водоросли настолько плотны, что сопутствующие виды растут на ней. В районах наибольшего развития фитоценозов число эпифитов наибольшее. В заливах Корфа и Олюторском в эпифлоре доминирующего вида отмечены *Membranoptera beringiana*, *Hymenena ruthenica*, *Ptilota filicina*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Euthora cristata*, *Cirrulicarpus ruprechtianum*, *Fimbrifolium dichotomum* subsp. *veprecula*, *Phycodrys riggii*. Кондоминантами в некоторых фитоценозах становятся *Ptilota filicina* (биомасса до 1200 г/м²) и *Odonthalia ochotensis*, которые также обрастают эпифитами, но не в таком обилии и разнообразии, как *Neoptilota asplenioides*. К югу состав сопутствующих видов меняется. На восточном берегу о-ва Карагинского в него входят *Rhodymenia pertusa*, *Odonthalia ochotensis*, *Yendonia crassifolia*, *Fimbrifolium dichotomum* subsp. *veprecula*, *Cirrulicarpus ruprechtianum*, *Pantoneura juergensii*, *P. baerii*, *Turnerella mertensiana*, *Opuntiella ornata*, *Palmaria stenogona*, *Membranoptera beringiana*, *Velatocarpus pustulosus*, *Hommersandia palmatifolia*, *Callophyllis* sp. На мысе Африка из этой группы отмечены только *Cirrulicarpus ruprechtianum* и *Membranoptera beringiana*, в Кроноцком заливе — *Phycodrys riggii*. Общая биомасса в фитоценозах Neoptilota asplenioides — 5000—9700 г/м². Биомасса доминирующего вида составляет 55—93 %. Из сопутствующих видов самая большая биомасса у *Odonthalia ochotensis*, *Ptilota filicina*, *Turnerella mertensiana* и *Hommersandia palmatifolia* — до 350 г/м². У остальных видов она колеблется в пределах 50 г/м². Биомасса бурых водорослей в формации составляет 7—8 %. Этим и определяется в ней роль *Agarum clathratum*, *Laminaria bongardiana*, *L. yezoensis*, *L. gurjanovae*.

На глубинах 8—13 м *Turnerella mertensiana* растет только на вертикальных и крутых скалистых склонах, но с 14—15 м (до 30—40 м) этот вид растет и на пологом грунте и образует фитоценозы, более разреженные и бедные по видовому составу и менее продуктивные, чем фитоценозы *Neoptilota asplenioides*. В заливе Корфа в их состав входит *Hideophyllum yezoense*, а в заливе Олюторском — и *Hommersandia palmatifolia*. На этих же глубинах формируются фитоценозы Hideophyllum yezoense (наиболее плотные поселения этого вида отмечены на глубине 12 м) и Clathromorphum loculosum. В состав фитоценозов Clathromorphum loculosum (80 % покрытия) входят *Turnerella mertensiana*, *Fimbrifolium dichotomum* subsp. *veprecula*, *Rhodymenia pertusa*, *Euthora cristata*, *Velatocarpus pustulosus*. *Hideophyllum yezoense* и *Clathromorphum loculosum* образуют фитоценозы переходного типа, в которых *C. loculosum* выступает в роли субдоминанта или доминанта. Эти фитоценозы составляют формацию Turnerella mertensiana + Hideophyllum yezoense—Clathromorphum loculosum. У восточного побережья о-ва Карагинского общая биомасса в изученных фитоценозах *Turnerella mertensiana* и *Hideophyllum yezoense* — 65—590 г/м², но в других фитоценозах формации она может доходить (в зависимости от покрытия дна известковыми водорослями) до 1500—2000 г/м². В фитоценозе Clathromorphum loculosum биомасса доминанта равна 1200 г/м², что составляет около 97 % общей биомассы.

С уменьшением глубины *Turnerella mertensiana* и *Hideophyllum yezoense* образуют смешанные поселения с ламинариевыми водорослями (с *Agarum clathratum* в бухте Гека и с *Thalassiophyllum clathrus*, *Arthrothamnus bifidus* и *Alaria marginata* в бухте Ольги). В бухте Гека среди сопутствующих видов был найден редкий у берегов Камчатки вид *Coccotylus truncatus*.

Глубже 18 м простирается формация корковых известковых водорослей Clathromorphum sp. sp. В ее состав входит *Bossiella cretacea*. С глубиной биомасса уменьшается, и на глубине 40 м она была равна 105—118 г/м².

Одними из самых характерных формаций защищенных местообитаний, удаленных от открытых морских пространств, являются формации Fucus evanescens и Chordaria flagelliformis + Dictyosiphon foeniculaceus + Chorda filum + Eudesme virescens. Фитоценозы Fucus evanescens располагаются на глубине 0—3 м на каменистом с песчаными прогалинами грунте. Они монодоминантны и состоят из 3 слоев. Главный слой сложен кустистой с широкими плоскими ветвями водорослью *Fucus evanescens*. Второстепенные слои сложены кустистыми грубонитевидными и тонконитевидными формами до 10—15 см выс. и низкорослыми дернинными формами 1—4 см выс. В состав фитоценозов Fucus evanescens в бухте Южной Глубокой (Олюторский залив) входят *Chordaria flagelliformis* (с эпифитами *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Polysiphonia japonica* и *Ceramium kondoi*), *Pterosiphonia bipinnata*, *Petalonia fascia*, *Pylaiella littoralis*, *Chaetomorpha tortuosa*. В бухте Оссора в проливе Литке (Карагинский залив) растут *Neorhodomela larix*, *Rhodomela tenuissima*, *Clathromorphum* sp. Камни сплошь покрыты *Sphacelaria plumosa*, пятнами растет *Corallina pilulifera*. В бухте Ольга (Кроноцкий залив) фитоценоз составляет также *Neoptilota asplenioides*, *Halosaccion microsporum*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Neorhodomela larix*. Общая биомасса в формации велика — до 4000 г/м². Биомасса *Fucus evanescens* составляет в ней 65—99 %. Доля красных водорослей — 0.4—9 %. Максимальная биомасса у *Neorhodomela larix* — 350 г/м².

Состав формации Chordaria flagelliformis + Dictyosiphon foeniculaceus + Chorda filum + Eudesme virescens разнообразен, но виды, слагающие ее, принадлежат к одной экобиоморфе: слоевища видов-доминантов и субдоминантов шнуровидные и грубонитевидные, чаще всего разветвленные, кустистые. В Карагинском заливе в проливе Литке в бухте Ложных Вестей на песчаных с галькой грунтах фитоценозы Chordaria flagelliformis + Dictyosiphon foeniculaceus простираются на глубине 2—9 м. В их состав входят исключительно бурые водоросли — *Chorda filum*, *Eudesme virescens*, *Scytosiphon lomentaria*, *Analipus filiformis*, *Acrothrix pacifica*, *Petalonia fascia*. В бухте Укинской в формировании ценозов участвуют красные водоросли. На глубине 2—3 м в лагуне в монодоминантный фитоценоз Chordaria flagelliformis включаются *Halosaccion hydrophorum*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Corallina pilulifera*, *Neoptilota asplenioides*. *Chordaria flagelliformis* растет на *Corallina pilulifera*, а на *Chordaria flagelliformis* растут *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Polysiphonia japonica* и *Saundersella simplex*. Общая биомасса невелика — 227 г/м². Биомасса *Chordaria flagelliformis* составляет 95 %. Суммарная биомасса красных водорослей — около 3 %. Их роль возрастает с глубиной: на глубине 6 м формируется фитоценоз Chordaria flagelliformis—Rhodomela tenuissima. Общая биомасса — 79.4 г/м². Биомасса *Rhodomela tenuissima* составляет 72 %.

В защищенных и полузащищенных местообитаниях на скалистом, каменистом, валунном с галькой и песком и заилением грунтах на глубине 8—15 м образуется формация Agarum clathratum (на отвесных скалах на глубине 8—10 м). Фитоценозы в ней 3-слойные. Их слагают пластинчатая перфорированная водоросль, кустистые и корковые известковые водоросли. Общая биомасса — 660—4500 г/м². Доминант не образует плотных поселений, и поэтому сопутствующие виды развиты хорошо. В бухте Оссора в Карагинском заливе на глубине 9 м в фитоценозе Agarum clathratum—Clathromorphum sp. среди сопутствующих видов преобладают *Odonthalia dentata* и *Neodilsea* sp. *Bossiella cretacea*, *Corallina pilulifera*, *Rhodomela sibirica*, *R. tenuissima*, *Pterosiphonia bipinnata* растут в меньших количествах. Камни покрывает *Sphacelaria plumosa* с эпифитами *Scagelia pylaisaei*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Ceramium kondoi* и проростками *Odonthalia dentata*. Общая биомасса в фитоценозе — 1900 г/м². Поселения агарума с увеличением глубины становятся гуще, а состав сопутствующих видов меняется и обедняется: разрастается и становится доминантом *Odonthalia dentata* (710 г/м²), уменьшается количество *Neodilsea* sp., появляются *Hideophyllum yezoense*, *Coccotylus truncatus*, исчезают виды *Rhodomela*, *Pterosiphonia bipinnata, Sphacelaria plumosa.* Процентное соотношение красных и бурых водорослей становится иным. На глубине 9 м биомасса красных водорослей составляет 44 %, а на глубине 15 м — всего 22 %, хотя в абсолютном измерении эти биомассы различаются не столь существенно (634 и 933 г/м² соответственно). В бухте Укинской развивается полидоминантный фитоценоз переходного типа: Agarum clathratum + Laminaria yezoensis + L. gurjanovae. Среди сопутствующих видов — *Turnerella mertensiana*, *Neoptilota asplenioides*, *Rhodymenia pertusa*, *Neodilsea* sp., *Euthora cristata*, *Sphacelaria plumosa*, *Chaetomorpha tortuosa*. В более открытых местообитаниях состав формации беднеет: в заливе Корфа у мыса Приметного фитоценоз Agarum clathratum включает в себя *Turnerella mertensiana* и корковые известковые водоросли. Суммарная биомасса красных водорослей — 112 г/м² (17 % от общей биомассы).

На глубине 25—32 м на каменисто-галечном с песком грунте простирается формация Laminaria gurjanovae. Видовой состав изученных фитоценозов беден; в них отмечены *Rhodomela tenuissima* с эпифитом *Scagelia pylaisaei*.

И, наконец, в защищенных местообитаниях в кутах бухт на заиленном песке на глубине 1—2 м образуется формация Zostera marina. В ее состав входят *Polysiphonia urceolata*, *Corallina pilulifera*, *Bossiella cretacea*, *Neorhodomela larix* с эпифитом *Halosaccion microsporum* и *Enteromorpha prolifera*. Биомасса *Zostera marina* — 3700 г/м² (максимальная биомасса — 7500 г/м²). Биомасса водорослей невелика — до 3 % от общей биомассы.

Весьма характерный тип растительности для полузащищенных местообитаний и скалистых и валунно-каменистых грунтов создают корковые известковые и мелкие нитчатые кустистые эпифитные и эпилитные красные водоросли. Формации этого типа распространены от Японского моря до Берингова. Доминанты, субдоминанты и сопутствующие виды в них принадлежат не только к одним и тем же экобиоморфам, но и к одним и тем же родам. В бухте Оссора (пролив Литке) этот тип растительности представлен фитоценозом Clathromorphum sp. + Bossiella cretacea + Corallina pilulifera. Он простирается на глубине 3—6 м и включает в себя *Polysiphonia japonica*, *P. urceolata*, *Scagelia pylaisaei*, *Sphacelaria plumosa*, *Ectocarpus confervoides*, *Ptilota filicina* (проростки).

Роль красных водорослей в растительности шельфа во многом определяется бурыми водорослями: увеличение численности и массы бурых водорослей на единицу площади влечет за собой уменьшение этих показателей у красных водорослей. У берегов Камчатки общая биомасса водорослей уменьшается с юга на север. Наиболее значительна она у бурых водорослей в Тихом океане (средняя — 5000 г/м², максимальная — 16 600 г/м²) и в Беринговом море, где к берегу подходит тихоокеанская вода (1745 г/м², максимальная — 10 000 г/м²). Но уже в заливах Корфа и Олюторском средняя величина биомассы равна 626 г/м² (максимальная биомасса — 1780 г/м²), а в проливе Литке, на защищенных и удаленных от открытых морских пространств участках шельфа — 896 г/м² (максимальная — 3294 г/м²). Большая биомасса у ламинариевых, распространенных у Курильских о-вов и заходящих к берегам Камчатки (*Alaria fistulosa*, *A. marginata*, *Arthrothamnus bifidus*). Средняя биомасса красных водорослей, в сравнении с бурыми, невелика — 100—900 г/м², но она возрастает с юга на север в 2—3 раза. В Тихом океане она составляет от общей биомассы всего 3—4 %, но уже в Беринговом море, вследствие ее увеличения и уменьшения массы бурых, доля красных водорослей в общей биомассе равна 22—50 %. Как уже говорилось, участие красных водорослей в растительности во многом зависит от бурых водорослей. Большая плотность поселений крупных ламинариевых ведет к изреживанию поселений красных водорослей, растущих во 2-м и 3-м ярусах, и уменьшению числа видов в фитоценозе. Уменьшение плотности и массы доминирующих бурых водорослей, как правило, сопровождается увеличением числа видов и биомассы красных водорослей вплоть до их перехода в субдоминантное и доминантное состояние. При этом биомасса увеличивается далеко не всегда, так как причины, вызывающие изреживание поселений бурых водорослей (на тех глубинах и грунтах, где они могут создавать плотные поселения), действуют также и на красные водоросли. Названная зависимость в известной мере определяется жизненной формой доминанта. В фитоценозах ламинарий, алярий и артротамнуса (где слоевище доминирующего вида мягкое, частично или полностью полегающее либо склоняющееся, лентовидной, ланцетовидной или пальчато-рассеченной формы, достигающее в длину несколько метров) эта зависимость проявляется резче, чем в фитоценозах агарума и талассиофиллума (где слоевище доминирующего вида, ланцетовидное или овальное у первого и скрученное у второго, не имеет таких крупных размеров и стоит вертикально). Повышение биомассы красных водорослей происходит, как правило, за счет одного вида, и как правило, за счет *Neoptilota asplenioides*. У восточного побережья о-ва Карагинского биомасса доходит до 1400 г/м^2, в заливе Корфа — до 4700—8500 г/м^2, чем и объясняется довольно высокая средняя биомасса красных водорослей. Относительно велика биомасса *Ptilota filicina* (1200 г/м^2) и видов *Clathromorphum* (до 1500 г/м^2). Разрастание известковых корковых водорослей в Карагинском заливе, прикрытом большим островом и отличающемся по биономии от других заливов Камчатки, также приводит на некоторых глубинах к относительно большим значениям их биомассы. Из других водорослей, для которых местами отмечены довольно значительные локальные повышения биомассы, следует назвать *Halosaccion microsporum* и *Palmaria stenogona* в Кроноцком заливе. В Карагинском заливе в проливе Литке (в условиях обитания, не типичных для Камчатки) разрастаются *Neodilsea* sp. и *Odonthalia dentata*, в заливах Олюторском и Корфа — *O. ochotensis*, а глубже 8—12 м — *Turnerella mertensiana*.

Средняя суммарная биомасса водорослей в Кроноцком заливе, на мысе Африка, у восточного побережья о-ва Карагинского, в заливах Корфа и Олюторском, в проливе Литке (бухты Оссора, Ложных вестей, Укинская) равна соответственно: на литорали — 2475.68, 1672.68, 1077.80, 1328.94, 0; в сублиторали — 5253.11, 3966.2, 2201.32, 1407.5, 1198.55 г/м^2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блинова Е. И. Видовой состав и вертикальное распределение морских водорослей в Пенжинской губе (Охотское море) // Океанология. 1968. Т. 8. Вып. 2. С. 279—286.

Блинова Е. И. Подводные исследования водорослевого пояса в северо-восточной части Охотского моря // Тр. АН СССР. Океанографическая комиссия, секция подводных исследований. М., 1969. С. 114—120.

Блинова Е. И., Возжинская В. Б. Водорослевая флора и растительность залива Шелихова (Охотское море) // Тр. Всесоюзн. научн.-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр. 1974. Т. 99. С. 143—153.

Блинова Е. И., Гусарова И. С. Морские водоросли, новые для побережья восточной Камчатки // Новости сист. низш. раст. 1970. Т. 7. С. 68—71.

Блинова Е. И., Гусарова (Субботина) И. С. Водоросли сублиторали юго-восточного побережья Камчатки // Изв. Тихоокеан. научн.-иссл. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. 1971. Т. 76. С. 139—155.

Виноградова К. Л. Водоросли юго-западного побережья Берингова моря // Новости сист. низш. раст. 1978. Т. 15. С. 3—11.

Виноградова К. Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л., 1979. 148 с.

Виноградова К. Л., Клочкова Н. Г., Перестенко Л. П. Список водорослей литорали восточной Камчатки и западного побережья Берингова моря // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М., 1978. С. 150—155.

Возжинская В. Б. Морские водоросли западного побережья Камчатки // Новости сист. низш. раст. 1965а. С. 73—78.

Возжинская В. Б. Распределение водорослей у берегов западной Камчатки // Океанология. 1965б. Т. 5. Вып. 2. С. 348—353.

Возжинская В. Б. Экология и распределение водорослей материкового берега Охотского моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1966. Т. 81. С. 153—175.

Голиков А. Н., *Скарлато О. А.* Гидробиологические исследования в заливе Посьет с применением водолазной техники // Исследования фауны морей: Фауна морей северо-западной части Тихого океана. 1965. Т. 3 (11). С. 5—21.

Гусарова И. С. Видовой состав макрофитов лагуны Семячик (юго-восточная Камчатка) // Новости сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 22—25.

Зинова Е. С. Водоросли Камчатки // Исследования морей СССР. 1933. С. 7—42.

Зинова Е. С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. Вып. 9. 1954. С. 365—400.

Клочкова Н. Г. Видовой состав водорослей литорали и сублиторали Камчатского залива // Новости сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 29—34.

Клочкова Н. Г. Дополнение к флоре Кроноцкого и Авачинского заливов юго-восточной Камчатки // Биология моря. 1977. № 5. С. 24—32.

Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Перестенко Л. П. Фитоценозы литорали восточной Камчатки // Бот. журн. 1996а. Т. 81. № 10. С. 16—22.

Перестенко Л. П. Фитоценозы сублиторали восточной Камчатки и Командорских островов // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 12. С. 80—96.

Постельс А., *Рупрехт Ф.* Изображения и описания морских растений в Северном Тихом океане у берегов российских владений в Азии и Америке. СПб., 1840. 22 с.

Селиванова О. Н. Видовой состав и распределение макрофитов восточной Камчатки // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюзн. конф. Черкассы, сентябрь 1987. Киев, 1987. С. 77.

Селиванова О. Н. Дополнение к флоре морских водорослей юго-восточной Камчатки // Новости сист. низш. раст. 1988а. Т. 25. С. 57—63.

Селиванова О. Н. Макрофитобентос шельфа восточной Камчатки и сопредельных вод // III Всесоюзн. конф. по морской биологии. Севастополь, 18—20 октября 1988: Тез. докл. Ч. 4. Киев, 1988б. С. 193—194.

Суховеева М. В., *Клочкова Н. Г.* Дополнение к флоре водорослей-макрофитов восточной Камчатки // Новости сист. низш. раст. 1990. Т. 27. С. 40—48.

Толстикова Н. Е. Бентосные макрофиты Анадырского залива Берингова моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 23 с.

Arwidsson Th. The higher marine algae hitherto known from Kamtchatka // Rev. alg. 1932. T. 6. Fasc. 2. P. 147—158.

Gmelin S. G. Hystoria fucorum. Petropoli, 1768. 239 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 XII 1995

SUMMARY

Species composition, structure and distribution of the algal communities of the Eastern Kamchatka are discussed.

УДК 581.5 (571.56)

© Е. Д. Лапшина, Е. Я. Мульдияров

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЮЖНЫХ ОТРОГОВ ГОРНОЙ СИСТЕМЫ ХРЕБТА ПОЛОУСНОГО (СЕВЕРНАЯ ЯКУТИЯ)

E. D. LAPSHINA, E. Ya. MULDIYAROV. THE VEGETATION OF THE SOUTHERN SPURS OF POLOUSNY RANGE SYSTEM (NORTHERN YAKUTIA)

Приведена краткая физико-географическая характеристика района исследования, расположенного в средней части междуречья Яны и Индигирки на южных отрогах горной системы хребта Полоусного на севере Якутии. Рассмотрены общие закономерности растительного покрова и дана эколого-фитоценотическая характеристика основных ландшафтообразующих типов растительности: горных тундр, предтундровых редколесий, торфяных болот и речных пойм.

История изучения растительного покрова и флоры северо-востока Якутии начиная со времен первых академических экспедиций насчитывает уже более 100 лет. Наиболее значительные сведения накоплены по флоре и растительности речных долин Лены, Яны, Индигирки, Колымы, отдельных участков Верхояно-Колымской горной дуги и некоторых смежных районов. Основная часть этих материалов нашла отражение в сводке «Арктическая флора СССР» (1960—1987) и ряде обобщающих работ (Юрцев, 1968, 1974; Хохряков, 1989). В последние годы опубликованы результаты многолетних исследований флоры и растительности тундровой зоны Якутии, проведенных якутскими ботаниками под руководством В. Н. Андреева (Егорова и др., 1991; Перфильева и др., 1991). Вместе с тем до сих пор на карте северо-востока Сибири остается много территорий, совершенно не изученных в ботаническом отношении. Одним из таких «белых пятен» является центральная часть Яно-Индигирского междуречья.

Летом 1993 г. в рамках договора с геологическим предприятием «Ленское» авторами настоящей статьи проводились полевые работы по ландшафтно-экологической оценке ключевого участка площадью около 400 км^2 в районе пос. Депутатский Усть-Янского р-на Республики Саха, расположенного между двумя левыми притоками Индигирки — реками Селеннях и Уяндина в их верхнем течении, на южных отрогах горной системы хребта Полоусного (рис. 1). Основу этих работ составляло геоботаническое обследование территории, в ходе которого было выполнено 115 описаний растительности с полным сбором гербария сосудистых растений, мхов и лишайников.

Горная система хребта Полоусного в районе исследований имеет вид низкогорной страны, образованной рядом невысоких разобщенных горных групп, небольших хребтов и отдельных пирамидальных гор. В геологическом отношении территория характеризуется широким распространением мезозойских терригенных отложений, представленных слоистой толщей аргиллитов, алевролитов и мелкозернистых песчаников юрского возраста, перекрытых, за исключением останцов и скалистых обнажений, маломощным плащом рыхлых четвертичных осадков. Полное отсутствие известняков и доломитов в литологическом составе горных пород и выходов их на дневную поверхность сказывается на относительной монотонности растительного покрова.

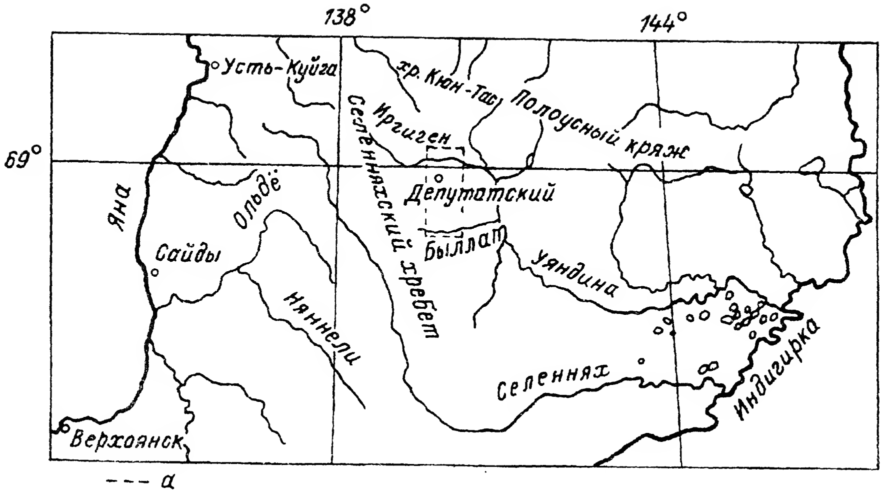


Рис. 1. Схема расположения ключевого участка.

а — границы участка.

Абсолютные отметки водоразделов составляют в среднем 600—700 м, отдельные поднятия достигают 900—1100 м. Характерными элементами рельефа являются куполообразные вершины, вогнутые склоны, плоские водоразделы гольцового выравнивания, крутосклонные долины ручьев с узкими плоскими днищами. Реки третьего порядка Иргичен и Быллат — правые притоки Уяндины — имеют хорошо разработанные широкие долины с 2—3 надпойменными террасами, постепенно переходящими в делювиальные шлейфы присклоновых частей долин. Пойма их представлена галечниковыми отмелями, многочисленными островами и более или менее выраженной притеррасной частью.

О климате района можно судить по климадиаграмме (рис. 2), составленной по

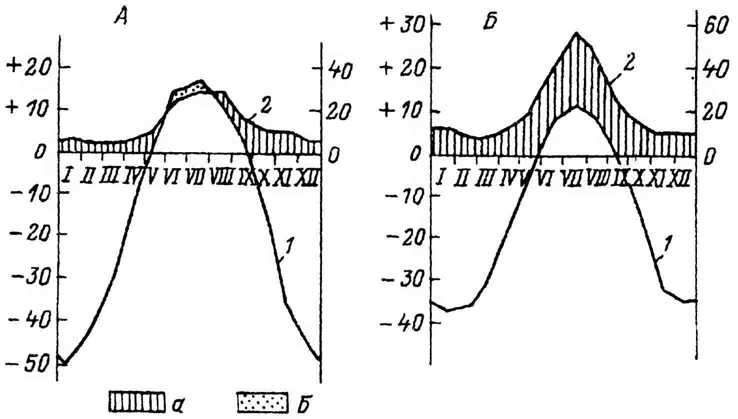


Рис. 2. Климадиаграммы станций Верхоянск (по: Вальтер, 1975) и Депутатский.

А — Верхоянск: 122 м над ур. м.: число дней со среднесуточной температурой выше +10 °С — 74, ниже –10 °С — 170. (Использованы данные наблюдений: за температурой — 37 лет, за осадками — 31 г.); *Б* — Депутатский : 275 м над ур. м.; число дней со среднесуточной температурой выше +10 °С — 55, ниже –10 °С — 150. (Использованы данные наблюдений: за температурой — 12 лет, за осадками — 20 лет); *1* — кривая средних месячных температур, *2* — кривая средних месячных осадков; *а* — влажный период, *б* — засушливый период. По осям ординат: слева — температура, °С; справа — осадки, мм; по оси абсцисс — календарные месяцы.

данным метеостанции пос. Депутатский, расположенной в долине р. Иргичэн на высоте 275 м над ур. м. Район исследования защищен горными системами от влияния теплых атлантических и тихоокеанских воздушных масс и только с севера открыт для вторжения холодного арктического воздуха, чем определяется суровость и резкая континентальность климата. Зима сухая, морозная. Число дней со снежным покровом — 258. Весна с неустойчивой погодой, с резким усилением ветра и частыми снегопадами. Лето отличается сравнительно невысокими температурами и значительными осадками. Летний засушливый период, столь характерный для внутренних районов северо-восточной Якутии, здесь не выражен (рис. 2). Этим объясняется отсутствие типичных степных сообществ в растительном покрове района. Среднее многолетнее количество осадков в год составляет 257 мм, средняя многолетняя годовая температура воздуха — –15 °С, средняя температура января — –37.2, июля — +11.1 °С.

Район работ располагается в области сплошного распространения вечной мерзлоты. Температура горных пород у подошвы слоя годовых колебаний составляет –5–10 °С. Глубина сезонного протаивания изменяется от 0.2—0.5(0.8) м в зависимости от положения в рельефе, механического состава и влажности почв, характера растительности и лишь в поймах рек и на крутых склонах южной экспозиции достигает 1—2 м.

Вечная мерзлота оказывает огромное влияние на почвообразовательный процесс и характер растительного покрова. В летние месяцы она непрерывно тает, обеспечивая постоянное поступление почвенных вод снизу. Увлажнение почвы происходит за счет конденсации водяных паров в силу разностей летних температур воздуха и таковых поверхности вечной мерзлоты (Еловская и др., 1979). В горах северо-востока Сибири в роли гигантского природного конденсатора влаги выступает летом огромная масса грубообломочного материала, покрывающая вершины гор. Талая и конденсированная вода, стекая по поверхности мерзлого слоя, создает проточное переувлажнение вогнутых склонов гор и обеспечивает постоянный приток поверхностной влаги к выположенным склонам и шлейфам оснований горных поднятий. По этой причине на обширных площадях низкогорий и речных долин, при слабом испарении влаги в условиях прохладного лета, широко распространены горно-тундровые глеевые мерзлотные и мерзлотные болотные почвы с развитыми на них гидроморфными типами растительности. Кроме них распространены горногольцовые, горные примитивные органо-щебнистые почвы, подбуры тундровые щебнистые, а также мерзлотные пойменные почвы на речном аллювии.

Согласно геоботаническому районированию Якутии (Андреев и др., 1987) район наших исследований располагается в Северо-Восточной притундровой подпровинции Якутской провинции в подзоне предтундровых лесов зоны тайги, на границе ее с субарктическими тундрами. Пограничное положение района на северной окраине лесной зоны, а также горный характер территории и наложение явления вертикальной поясности определяют распространение и закономерное сочетание климатически обусловленной арктической, гипоарктической и бореальной растительности. Среди гипоарктических разностей растительности абсолютно преобладают заболоченные предтундровые кустарничково-пушицево-сфагновые редколесья, широко развитые на террасах рек и делювиальных шлейфах присклоновых частей речных долин. Небольшие площади на выпуклых склонах и водоразделах нижних уровней гор заняты подгольцовыми кустарничково-лишайниковыми и моховыми редколесьями и рединами. Арктическая группа сообществ представлена скудными растительными группировками каменистых россыпей и различными типами горных тундр.

Общий рисунок растительного покрова района усложняют редкие фрагменты горных экстразональных северотаежных лиственничных лесов, проникающие с юга по нижним частям крутых склонов западных и юго-западных экспозиций, а также вкрапления интразональной растительности речных пойм, торфяных болот, ксерофильных группировок сухих южных склонов, водной и рудеральной растительности.

Верхняя граница распространения лиственничных редколесий в горах Сибири закономерно снижается с юга на север и с запада на восток (Шумилова, 1962). Так, в верховьях Индигирки в горах Сунтар-Хаята редколесья поднимаются местами до 1600 м над ур. м. (Юрцев, 1974), в осевой части Верхоянского хребта на широте пос. Депутатский (70° с. ш.) их верхний предел достигает 900 м. На Яно-Индигирском междуречье в районе наших исследований верхняя граница редколесий не превышает 400—450 м над ур. м. Поэтому несмотря на сравнительно низкие абсолютные отметки территории, ведущую роль в ландшафтном облике района играют разнообразные типы горных тундр и группировки каменистых россыпей.

Горные тундры

Горные тундры района исследований отличаются значительным фитоценотическим разнообразием в зависимости от типа поверхности, степени развитости почвенного профиля, характера увлажнения, высоты снежного покрова. В поясно-высотном отношении горные тундры делятся на 3 подпояса: верхний (выше 800 м над ур. м.), средний (500—850 м) и нижний (400—450—600 м), которые в общих чертах соответствуют 2 нижним подпоясам гольцово-тундрового пояса и горным тундрам подгольцового пояса, принятых Б. А. Юрцевым (1964) для Верхоянского хребта.

Верхний подпояс, соответствующий по составу сосудистых растений полосе арктических тундр, представлен преимущественно литофильными группировками на каменистых россыпях. Абсолютное преобладание их на верхних уровнях гор, косвенно отражая высотные изменения климата, обусловлено в первую очередь особенностями субстрата, непригодного для поселения сосудистых растений (Юрцев, 1964). В результате морозного выветривания все вершины и верхние части склонов выше 800 м покрыты более чем полуметровым слоем подвижных округло-обветренных камней диаметром 0.2—0.5 м. Разрозненные группировки и куртины травянистых растений занимают здесь менее 5 % площади и приурочены к небольшим нишам, уступам, заполненным мелкоземом, плоским участкам куполообразных вершин, лишенных грубообломочного материала. Здесь отмечены: *Draba fladnizensis* Wulf,[1] *D. lonchocarpa* Rydb., *Ranunculus grayi* Britt., *Senecio jacuticus* Schischk., *Potentilla elegans* Cham. et Schlecht., *Rhodiola borealis* Boriss., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Gorodkovia jacutica* Botsch. et Karav., *Androsace gorodkovii* Ovcz. et Karav. и др. По поверхности камней более или менее обильно разрастаются лишь накипные лишайники, главным образом *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., придающие характерный зеленоватый оттенок каменистым вершинам гор.

Средний подпояс является высотным аналогом полосы северных гипоарктических тундр и характеризуется господством в растительных сообществах арктоальпийских видов с участием гипоарктических кустарничков. Горные тундры среднего подпояса можно разделить на 2 группы: 1) ивково-зеленомошные; 2) дриадовые и дриадово-разнотравные. Нижний пояс является высотным аналогом южных гипоарктических тундр, в котором сверху вниз резко сокращается участие арктоальпийских видов (*Dryas punctata* Juz., *Cassiope tetragona* (L.) D. Don) и безраздельно начинают господствовать гипоарктические виды кустарничков, трав и мохообразных. Здесь широко распространены пушицевые тундры.

Ивково-зеленомошные тундры. Наиболее типичными в этой группе являются дриадово-ивково(*Salix polaris* Wahlenb., *S. reticulata* L.)-зеленомошные и кустарничково-ивково-дриадово-зеленомошные тундры, развивающиеся на плоских и вогнутых склонах средней крутизны преимущественно северной, восточной и северо-восточной экспозиций. Горные примитивные органо-щебнистые и горногольцовые щебнистые почвы, на которых формируются эти сообщества, находятся в условиях постоянного проточного увлажнения талыми и стекающими по склону атмосферными водами. Поверхность минерального грунта неровная с более или менее выраженным мелкобугорковым микрорельефом криогенного происхождения. Бугорки 0.3—0.5 м в диам., на 5—10 см превышающие уровень разделяющих их канавок, сглажены более или менее развитым слоем моховой дернины.

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по «Флоре Сибири» (1988—1994), «Арктической флоре СССР» (1960—1987) с дополнениями согласно сводке С. К. Черепанова (1981); листостебельных мхов — А. Л. Абрамовой с соавт. (1961); печеночных мхов — Р. Н. Шлякову (1976—1982).

Отличительной особенностью растительного покрова зеленомошных вариантов горных тундр является наряду с хорошим развитием мохового покрова устойчивое сочетание в кустарничковом ярусе дриады (*Dryas punctata*) и карликовых ивок (*S. polaris*, *S. reticulata*), дающих в сумме до 60—80 % проективного покрытия, при постоянном участии *Cassiope tetragona*. В составе разреженного верхнего подъяруса кустарничков высотой 5—10 см в разном сочетании встречаются *Salix saxatilis* Turcz. ex Ledeb., *S. pulchra* Cham., *S. glauca* L., *Vaccinium uliginosum* L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm., *Betula nana* L. subsp. *exilis* (Sukacz.) Hult., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., реже *Empetrum subholarcticum* V. Vassil. Их роль заметно возрастает на пологих северо-восточных склонах, хорошо укрытых в зимний период снегом.

Среди травянистых растений наибольшей верностью этому типу тундр отличаются *Stellaria ciliatosepala* Trautv., *Astragalus umbellatus* Bunge, *Pedicularis oederi* Vahl., *Saxifraga nelsoniana* D. Don, *Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Luzula nivalis* (Laest.) Spreng. Из широко распространенных горнотундровых видов с высоким постоянством встречаются *Poa arctica* R. Br., *Parrya nudicaulis* (L.) Regel., *Oxytropis middendorfii* Trautv. s. l., *Pedicularis capitata* Adams, а также *Claytonia acutifolia* Pall. ex Schult., *Bistorta elliptica* (Willd. ex Spreng.) Kom., которые, имея наибольшую частоту встречаемости в зеленомошных тундрах, спускаются до пояса лиственничных редколесий. Обычным видом травяно-кустарничкового яруса является также *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer., заходящий сюда из ниже расположенного подпояса пушицевых тундр.

Основу мохового покрова, проективное покрытие которого составляет 90—95 %, образуют *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. var. *alascanum* (Lesg. et James) Limpr., *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr., *Ptilidium ciliare* (L.) Hampl. Заметное участие в его сложении принимают также *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Polytrichum hyperboreum* R. Brown., *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwaegr., *D. angustum* Lindb., в дернинах которых постоянно присутствуют печеночные мхи *Sphenolobus minutus* (Schreb.) Berggr., *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) Buch., *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum., *Scapania paludicola* Loeske et K. Muell и др.

Лишайники встречаются мелкими латками или пятнами, реже диффузно разрастаясь среди моховой дернины. Общее покрытие их в разных сообществах варьирует в широких пределах — от единичного присутствия до 30 %, реже — более. Максимальным постоянством отличаются *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach., *C. laevigata* Rassad., *Dactylina arctica* (Richard.) Nyl., *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach., с меньшей частотой встречаются *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *C. rangiferina* (L.) Harm., *C. stellaris* (Opiz) Brodo.

Кассиопейно-зеленомошные тундры встречаются по горным седловинам и вогнутым склонам средней крутизны с подветренной стороны, где создаются условия для накапливания и долгого залеживания снега. Они занимают сравнительно небольшие площади, хорошо выделяются в ландшафте своим буровато-темно-зеленым фоном и отличаются преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе *Cassiope tetragona* (50—70 %) наряду с сокращением обилия и выпадением многих представителей разнотравья.

В целом степень нивации территории невелика. Большинство снежников стаивает к концу июня—началу июля. На редких участках, где в течение всего лета сохраняются небольшие снежники, ниже их развиваются красочные нивальные разнотравно-ивково-зеленомошные группировки. Фрагменты их постоянно присутствуют вдоль мелких водотоков и участков растекания конденсированной в верхнем поясе гор атмосферной и талой почвенной влаги в зеленомошных вариантах горных тундр. Характерными элементами нивальных сообществ являются *Ranunculus nivalis* L., *Endocelion glaciale* (Ledeb.) Toman., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Saxifraga hirculus* L., а в моховом покрове — *Orthothecium chryseum* (Schwaegr.) B. S. G., *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid., *Cinclidium arcticum* (B. S. G.) Schimp., *Scapania simmonsii* Bryhn et Kaal. и другие.

Дриадовые и дриадово-разнотравные тундры. На хорошо дренированных, слабо защищенных снегом склонах преимущественно южной и юго-западной экспозиций, а также плоских приподнятых водоразделах выравнивания зеленомошные тундры сменяются разнообразными вариантами разнотравно-дриадовых, кустарничково(*Salix sphenophylla* A. Skvorts.)-травяно-дриадовых и дриадово-кобрезиево-разнотравных тундр. Поверхность тундр неровная, с частыми выходами щебнисто-каменистого грунта и коренных пород. На плоских и слабо наклонных участках развиваются криогенные формы микрорельефа в виде плоских или слабо выпуклых бугорков (0.3—0.5 м в диам.), разделенных неглубокими (5—7 см) канавками. Пятна голого щебнистого грунта занимают до 10—20 % площади.

На малоснежных склонах развиваются дриадовые сообщества с приземистыми кустиками ив (*Salix sphenophylla*, *S. tschuktschorum* A. Skvorts., *S. recurvigemmis* A. Skvorts.), с постоянным участием кобрезии (*Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol.) и красочным ярусом разнотравья. Проективное покрытие дриады (*Dryas punctata*) составляет 50—60 %. Кустарничковые ивы растут пятнами, занимая нередко до 20 % площади. В виде незначительной примеси в укрытиях микрорельефа встречаются кустики *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, высота которых не превышает 5 см.

Проективное покрытие травянистых растений в дриадовых тундрах несмотря на большую видовую насыщенность, не превышает 20—25 %. В небольшом обилии постоянно встречаются кобрезия, мелкие дерновинные осочки (*Carex fuliginosa* Schkuhr subsp. *misandra* (R. Br.) W. Dietr., *C. ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev., *C. capillaris* L. subsp. *fuscidula* (V. Krecz. ex Egor.) A. et D. Löve, *C. podocarpa* R. Br.) и злаки (*Poa glauca* Vahl, *Festuca lenensis* Drob., *F. brachyphylla* Schult. et Schult. fil.). В сложении травяного яруса наряду с видами разнотравья, свойственными преимущественно дриадовым тундрам (*Senecio tundricola* Tolm., *S. resedifolius* Less., *Papaver czekanowskii* Tolm., *Saxifraga setigera* Pursh, *S. funstonii* (Small) Fedde, *Androsace bungeana*, *Minuartia rubella* (Wahlenb.) Hiern.), участвуют виды, одинаково широко распространенные и в других типах горных тундр. К ним относятся *Pedicularis alopecuroides* Stev. ex Spreng., *Anemonastrum sibiricum* (L.) Holub, *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn., *Saussurea tilesii* (Ledeb.) Ledeb., *Bistorta viviparum* (L.) S. F. Gray, *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle, *Luzula confusa* Lindb., *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. и др.

Особенно красочен и разнообразен травяной покров дриадовых тундр на вогнутых южных пологих и средней крутизны склонах. Защищенные зимой снеговым покровом, рано стаивающим с наступлением лета, эти местообитания получают большое количество тепла в сочетании с постоянно поступающей в корнеобитаемый горизонт почвенной влагой за счет таяния вечной мерзлоты. В таких условиях формируются дриадово-кобрезиево-разнотравные тундры, в которых сплошной покров простратных кустарничков образует *Dryas punctata* при значительном участии *D. incisa* Juz. и *Salix reticulata*. В этих сообществах встречены сравнительно редкие в данном районе *Kobresia sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck., *Koeleria asiatica* Domin и др.

В мохово-лишайниковом ярусе дриадовых тундр доминирующая роль принадлежит лишайникам, которые занимают от 20 до 40(60) % площади (в то время как мхи — не более 5—10 %). Наряду с широко распространенными в моховых типах горных тундр и редколесий видами здесь с высоким постоянством встречаются *Asahinea chrysantha* (Tuck.) W. et C. Culb., *Bryoria nitidula* (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw., *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl., *Cetraria nivalis* (L.) Ach., существенно возрастает фитоценотическая роль *Thamnolia vermicularis*. Среди мхов обычными элементами напочвенного покрова являются *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., реже *Polytrichum piliferum* Hedw., *Encalypta rhabdocarpa* Schwaegr., *Conostomum tetragonum* (With.) Lindb. и др.

На тех же высотах (500—800 м над ур. м.) в среднем подпоясе горных тундр в наиболее суровых условиях — на выпуклых сухих незащищенных снегом вершинах гор и наветренных пологих склонах распространены щебнисто-лишайниковые, кустарничково(*Salix sphenophylla*)-дриадово-травяно-лишайниковые тундры и несомкнутые группировки травянистых петрофитов, соответствующие по флористическому составу, структуре растительного покрова и условиям произрастания полосе арктических тундр. Гипоарктические виды здесь полностью исчезают, и абсолютное господство переходит к простратным арктоальпийским кустарничкам (*Dryas punctata*) и травам. Эти местообитания отличаются обилием пятен голого щебнистого грунта. Общая площадь участков со связанной растительной дерниной составляет 5—20 %, при этом покрытая лишайниками площадь может достигать 80 %. Редкий покров образует дриада, небольшими пятнами встречаются распластанные кустики *Salix sphenophylla*, из травянистых растений чаще других встречаются *Pedicularis amoena* Adams ex Stev., *Eritrichium sericeum* (Lehm.) A. DC. (северная раса), *Potentilla nivea* L., *P. uniflora* Ledeb., *Artemisia furcata* Bieb., *Saxifraga funstonii* (Small) Fedde, *Draba fladnizensis*, *D. nivalis* Liljebl., *Eremogone formosa* (Fisch. ex Ser.) Fenzl, *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., *Silene stenophylla* Ledeb., обычные и в дриадовых тундрах. Среди лишайников доминирует *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal. в сочетании с другими, характерными для дриадовых тундр видами.

Пушицевые тундры. Все выровненные пространства пологих слабо дренированных склонов нижней части гор покрывают широко распространенные в районе исследований осоково-пушицевые и кустарничково-осоково-пушицевые тундры. Почвы горнотундровые мерзлотные торфянисто-глеевые и перегнойно-глеевые. Верхние 10—15 см составляет моховой очес, переходящий в торф высокой степени разложения или перегной, залегающие на оглеенном щебнистом суглинке со следами криогенного перемешивания. Мерзлота в середине июля отмечена на глубине 14—18 см. Мелкокочковатый микрорельеф образован кочками пушицы влагалищной 15—20 см выс. и 10—15 (до 30) см в диам. Микропонижения большей частью затянуты гипновыми и сфагновыми мхами, образующими иногда рыхлые выпуклые подушки. Узкие затененные межкочья заселяются своеобразными группировками печеночников.

Основными ценозообразователями в нижнем поясе горных тундр являются пушица влагалищная *Eriophorum vaginatum* L. и осока *Carex arctisibirica*. Общее проективное покрытие их в сообществах составляет 40—50 %. С высоким постоянством в небольшом количестве им сопутствуют *Pedicularis lapponica* L., *P. labradorica* Wirsing., *Claytonia acutifolia*, *Bistorta elliptica*, менее регулярно встречаются *Luzula nivalis*, *Orthilia obtusata* (Turcz.) Jurtz., *Saxifraga redofskyi* Adams (только по глинистым пятнам), *Tofieldia coccinea* Richards.

Сравнительно хорошо развитый кустарничковый ярус образован преимущественно *Ledum decumbens*, *Salix pulchra* Cham., *Betula nana* subsp. *exilis*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. В небольшом количестве встречаются *Cassiope tetragona*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix glauca*, появляется брусника *Vaccinium vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. В сложении мохового покрова принимают участие практически все виды печеночных и зеленых мхов, отмеченные выше в зеленомошных тундрах верхнего подпояса. Кроме того, здесь появляются в небольшом обилии, но с высоким постоянством такие бореальные виды, как *Pleurozium schreberii* (Brid.) Mitt., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Dicranum spadiceum* Zett, *Orthocaulis binsteadii*, *Lophozia ventricosa* (Dicks.) Dum., *Calypogeia muellerana* (Schiffn.) K. Muell., а также сфагновые мхи, не заходящие в средний подпояс горных тундр (*Sphagnum rubellum* Wils., *S. lenense* Lindb., *S. girgensohnii* Russ., *S. aongstroemii* C. Hartm., *S. teres* (Schimp.) Aongstr.).

Лишайники внедряются в моховую дернину, занимают сухие пушицевые кочки, покрывая от 5 до 30 % площади. Среди них обычны те же виды, что и в зеленомошных горных тундрах (*Cetraria cucullata*, *C. laevigata*, *Dactylina arctica*), но существенно возрастает частота встречаемости кустистых лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*) и *Peltigera aphtosa* (L.) Willd., находящих здесь лучшую снеговую защиту в зимний период.

В зависимости от комплекса экологических условий можно выделить 2 варианта горных осоково-пушицевых тундр. На хорошо выраженных склонах с углом наклона от 3—5° до 10, преимущественно в верхней части подпояса, развиты зеленомошные, лишайниково-зеленомошные, лишайниково-моховые (с равным участием зеленых и сфагновых мхов), кустарничково-осоково-пушицевые тундры. Они отличаются более богатым проточным водно-минеральным питанием и участием в растительном покрове *Dryas punctata* и видов арктоальпийского разнотравья (*Pedicularis capitata*, *P. hirsuta* L., *P. oederi*), заходящих сюда из ивково-зеленомошных тундр.

В нижней части подпояса на плоских и плосконаклонных поверхностях развиты сфагновые варианты кустарничково-осоково-пушицевых тундр. Они характеризуются умеренно проточным, преимущественно атмосферным питанием. В напочвенном покрове их доминируют сфагновые мхи, среди которых преобладает типичный для пояса заболоченных лиственничных редколесий *Sphagnum lenense*.

Лиственничные редколесья

Зональной растительностью междуречья Яны и Индигирки в их среднем течении являются кустарничково-моховые лиственничные редколесья, ограниченные в своем распространении, в силу горного характера территории, речными террасами и пологими делювиальными шлейфами горных поднятий. В изученном районе они развиваются в интервале высот от 280 до 350 м над ур. м. и занимают около 20—25 % площади. Гидроморфный характер редколесий определяется комплексом климатических и орографических факторов.

Почвы мерзлотные торфянисто- и торфяно-глеевые. Верхние 10—20(25) см почвенного профиля образует моховой очес и торф средней и высокой степени разложения. Ниже залегает оглеенный суглинок, иногда с линзами льда. Мерзлота в середине лета на торфянисто-глеевых почвах залегает на глубине 18—22 см, на торфяно-глеевых — 13—14 см.

Лиственничные редколесья отличаются от сфагновых вариантов горных кустарничково-осоково-пушицевых гипоарктических тундр наличием разреженного древесного яруса, более развитым кустарничковым ярусом, достигающим 10—15 (до 25) см выс., и исчезновением осоки из напочвенного покрова. Ярким дифференциальным видом является также морошка *Rubus chamaemorus* L., всегда в большем или меньшем обилии произрастающая в редколесьях и полностью отсутствующая в осоково-пушицевых тундрах. Проективное покрытие крон древесного яруса редко превышает 10—15 %. Древостой разновозрастный, 3—5(7) м выс. при диаметре стволов от 8—10 до 15 см. Деревья угнетенные, слабо охвоенные, обильно поросшие лишайником, часто суховершинные. На 100 м^2 приходится 1 более крупное дерево и 3—4 — средней величины. Много сухостоя, наклоненных, поваленных и полупогребенных мхами стволов. Живые деревья и валеж, как правило, несут следы неоднократных пожаров.

Основу кустарничкового яруса образуют карликовая березка, 2 вида багульника (*Ledum palustre* L., *L. decumbens*), а в нижнем подъярусе высотой 3—5 см — брусника. Иногда им сопутствуют шикша и голубика. Значительно более редкими становятся гипоарктические виды ив (*Salix pulchra*, *S. glauca*), но появляются бореальные болотные виды *Andromeda polifolia* L., *Salix myrtilloides* L. Среди травянистых растений помимо пушицы, проективное покрытие которой составляет 30—60 %, высоким постоянством отличается лишь *Pedicularis lapponica*. Рассеянно встречаются *Aconogonon tripterocarpum* (A. Gray) Hara, *Orthilia obtusata*, *Luzula nivalis*, последний вид только по глинистым пятнам.

В мохово-лишайниковом покрове (85—90 %) доминирует *Sphagnum lenense*, который покрывает от 30 до 60 % площади. Постоянную примесь образуют *S. balticum* (Russ.) C. Jens., *S. girgensohnii*, *S. aongstroemii*, *S. rubellum*, а также набор зеленых мхов и печеночников, сходный с таковым в сфагновых вариантах горных тундр. Лишайники занимают от 1—3 до 30 % площади и представлены обычными для северотаежных бореальных лесов видами: *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *C. arbuscula*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica* (L.) Ach., *Cladonia gracilis* (L.) Willd., *C. amaurocraea* (Falk.) Schaer., *Peltigera aphtosa* и др.

На хорошо дренированных крутых и средней крутизны склонах с каменисто-щебнистыми сухими или умеренно увлажненными почвами в интервале высот от 350 до 400(450) м над ур. м. развиваются лиственничные редколесья и редины подгольцового типа. Растительный покров их не имеет специфических особенностей и определяется условиями увлажнения: на сухих склонах развиваются лишайниковые варианты редколесий; при подпитывании поверхности почвы влагой, стекающей с выше расположенных уровней гор, формируются сообщества с зеленомошным и зеленомошно-сфагновым покровом. Дифференциальными видами в первом случае являются *Hierochloё alpina*, *Festuca brachyphylla*, *Artemisia subarctica* Krasch., *Anemonastrum sibirica*, *Oxytropis leucantha* (Pall.) Bunge subsp. *subarctica* Jurtz. при доминировании лишайников, во втором случае — *Carex vaginata* Tausch, *Orthilia obtusata*, *Saxifraga nelsoniana*, *Parrya nudicaulis* при преобладании зеленых и сфагновых мхов.

Нередко более или менее сомкнутый полог в лиственничных редколесьях образуют кусты ольховника *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar 2—3 м выс., а по крутым щебнистым склонам вдоль рек изредка встречаются его чистые заросли. Характерный для подгольцового пояса северо-востока Сибири кедровый стланик *Pinus pumila* (Pall.) Regel в изученном районе отсутствует: северная граница его распространения, по нашим наблюдениям, проходит в 30 км к югу от пос. Депутатского.

В наиболее благоприятных микроклиматических условиях на хорошо протаивающих скелетных почвах редколесья замещаются небольшими островками северотаежных лесов, которые отличаются лишь большей сомкнутостью крон (20—25 %) и габитусом древостоя. Высота деревьев достигает 7—8 м при диаметре стволов 10—15(25) см. Напочвенный покров сходен с таковым в подгольцовых редколесьях. К слабым дифференциальным видам можно отнести шиповник *Rosa acicularis* Lindl., который регулярно встречается под пологом деревьев.

Торфяные болота

Торфяные болота располагаются главным образом на низких террасах рек в расширенных участках речных долин. Среди всего разнообразия болотных ландшафтов можно выделить 2 основных типа: 1) комплексные озерково-бугристо-топяные; 2) топяные осоковые и пушицево-осоковые болота.

Характерный облик комплексным болотам придают неглубокие термокарстовые озерки 10—40 м в диам., обширные плоские торфяные бугры с усложненной разновозрастными термокарстовыми просадками поверхностью, генетически разнородные топи и развивающиеся иногда в них бугры пучения минерального грунта до 1 м выс. и 2—5 м в диам. Плоские торфяные бугры заняты лиственничным редколесьем с кустарничково-сфагновым покровом из багульника, голубики, брусники, подбела, морошки и *Sphagnum lenense*.

Формирующиеся путем разрушения плоских бугров топи еще сохраняют угнетенный кустарничково(*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench.)-сфагновый(*S. warnstorfii* Russ., *S. lenense*) покров, но отличаются развитием травяного яруса из *Carex rariflora* (Wahlenb.) Smith, *C. aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult., *Eriophorum russeolum* Fries. с примесью *Eriophorum polystachion* L. и *Carex rotundata* Wahlenb. По окраинам озерков развиваются осоково-сфагновые и пушицево-осоково-сфагновые сплавины, моховой покров которых образуют *Sphagnum contortum* K. F. Schultz, *S. balticum* (Klinggr.)

Klinggr. с примесью *Drepanocladus exannulatus* (B. G. S.) Warnst., а в травяном ярусе наряду с выше упомянутыми видами нередко участвуют *Eriophorum medium* Anderss., *Carex chordorrhiza* Ehrh. В озерках и по их окрайкам встречаются чистые заросли *Carex rostrata* Stokes и *Menyanthes trifoliata* L.

Одиночные бугры пучения резко выделяются на фоне топей. На сухом разрушающемся торфе бугров, протаивающих до глубины 65 см, обильно разрастаются кустарнички (*Betula nana* subsp. *exilis*, *Ledum decumbens*). На остальной части массива глубина залегания вечной мерзлоты не опускается ниже 20 см. Мощность торфа на комплексных болотах составляет 1.0—1.2(1.5) м.

Второй тип болотных ландшафтов представлен однообразными осоковыми и пушицево-осоковыми массивами, которые развиваются полосой 100—300 м шир. по низким участкам надпойменных террас, где вода стоит на 5—10 см выше поверхности. Чистые заросли или с примесью *Eriophorum polystachion* здесь образует *Carex aquatilis* subsp. *stans* (проективное покрытие местами достигает 90 %). Кустарнички *Salix myrtilloides*, *Betula nana* subsp. *exilis*) и мхи не играют существенной роли в составе сообществ. При заметном уклоне поверхности в сторону реки пушицево-осоковые топи сохраняются лишь по широким плоским водотокам, ярко выделяясь на фоне буровато-желтой окраски плоских повышенных участков, где обилие и высота травяного яруса уменьшаются, роль кустарничков (голубика, багульник, брусника) становится заметнее, а сложный по структуре и составу моховой покров образуют сфагновые (*Sphagnum rubellum*, *S. contortum*, *S. balticum*, *S. fimbriatum* Wils., *S. aongstroemii*, *S. girgensohnii*, *S. squarrosum* Crome, *S. teres*), печеночные (*Scapania irrigua* (Nees) Nees, *S. paludicola*, *Sphenolobus minutus*, *Orthocaulis binsteadii*, *Tritomaria quinquedentata*, *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dum.) и зеленые (*Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Dicranum angustum*, *Polytrichum alpestre* Hoppe) мхи. Болотные ландшафты такого типа занимают обширные площади по плоским широким долинам ручьев и верховьям небольших речек. Мощность торфяного слоя в них составляет 40—50 см. Глубина залегания вечной мерзлоты — 18—20 см.

Растительность речных пойм

Особым флористическим и фитоценотическим разнообразием в растительном покрове района выделяются поймы рек Иргичэна и Быллата. По сухим песчано-галечным отмелям рассеянно или небольшими группами встречаются *Stellaria edwardsii* R. Br., *S. fischeriana* Ser., *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch., *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz., *Elymus jacutensis* (Drob.) Tzvel. и др. По сырым илисто-галечным отмелям и днищам пересыхающих проток характерными и массовыми видами, образующими несложные более или менее сомкнутые сообщества, являются *Carex eleusinoides* Turcz. ex Kunth и *Stellaria crassifolia* Ehrh.

На задернованных галечниках более высокого уровня развиваются красочные травянистые и ивово(*Salix krylovii* E. Wolf., *S. saxatilis*, *S. hastata* L.)-травянистые сообщества. Более молодые стадии характеризуются пятново-зарослевой структурой травяно-кустарничкового яруса с крупными монодоминантными пятнами из *Dryas grandis* Juz., *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin. Со временем возрастает видовое разнообразие, травяной покров становится более гомогенным. Наряду с видами, свойственными пойменным луговинам (*Avenula dahurica* (Kom.) Holub, *Bromopsis taimyrensis* (Roshev.) Peschkova, *Trisetum molle* (Michaux.) Kunth., *T. sibiricum* subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev., *Leymus interior* (Hult.) Tzvel., *Pedicularis sceptrum-carolinum* L., *Potentilla stipularis* L. и др.), заметную роль в составе этих сообществ играют арктические и арктоальпийские виды (*Alopecurus alpinus* Smith, *Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb., *Draba lonchocarpa*, *Hedysarum arcticum*, *Senecio tundricola*, *Papaver czekanowskii*, *Castilleja jukonis* Pennell, *C. pallida* s. l. (L.) Spreng., *Luzula confusa*, *Comastoma tenellum* (Rottb.) Toyokuni, *Dryas punctata* и др.), а также широко распространенные *Poa arctica*, *Festuca brachyphylla*.

На более поздних стадиях формируется сплошной моховой покров. Низкорослые ивовые кустарники, разрастаясь, покрывают до 40 % площади. Появляются единичные молодые лиственницы, кусты более крупных ив высотой до 3(5) м (*Salix alaxensis* Cov., *S. udensis*, *S. boganidensis* Trautv. et Mey.) и чозении *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. По мере развития древесного яруса и смыкания крон характерный для галечников травяной покров распадается. На опушках и под пологом кустарников поселяются мезофильные лесо-луговые (*Archangelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch., *Veratrum oxysepalum* Turcz., *Polemonium boreale* Adams, *Festuca rubra* L., *Rubus arcticus* L.) и лесные (*Adoxa moschatellina* L.) виды. В роли доминантов и содоминантов нередки *Agrostis anadyrensis* Socz., *Calamagrostis tenuis* V. Vassil. На промоинах и песчаных наносах развиваются несомкнутые пионерные группировки из *Endocellion sibiricum* (J. F. Gmel.) Toman., *Artemisia tilesii* Ledeb.

Ивово-чозениевые рощи в районе исследований встречаются спорадически небольшими фрагментами. Значительно шире распространены в поймах молодые лиственничные травяно-моховые и кустарничково-моховые редкостойные леса с более или менее выраженным ивовым кустарниковым и кустарничковым ярусом из *Salix alaxensis*, *S. udensis*, *S. hastata*, *S. krylovii*, *S. saxatilis*. В напочвенном покрове этих лесов сочетаются, с одной стороны, травянистые растения пойменных луговин и галечников, с другой — кустарнички и мхи подгольцовых редколесий и северотаежных лиственничных лесов.

Описанные разности растительности не исчерпывают всего фитоценотического разнообразия растительного покрова района, но дают достаточно полное представление о его ландшафтном облике. На горные тундры и открытые каменистые поверхности приходится почти 70 % территории. Около 25 % площади занимают слабо залесенные ландшафты, небольшую долю которых (чуть более 5 %) составляют подгольцовые редколесья с фрагментами северотаежных лиственничных лесов, а основная площадь занята заболоченными лиственничными редколесьями, которые можно рассматривать как зональную растительность. На торфяные болота и растительность речных пойм приходится соответственно около 2 и 0.5 % площади.

Приведенный выше спектр сообществ и их высотное и внутриландшафтное распределение весьма характерны для внутренних резко континентальных районов Верхояно-Колымской горной страны (Юрцев, 1964, 1974), и в частности для Яно-Индигирской (Юрцев, 1968) или Верхоянской (Юрцев, 1974) провинции (Яно-Индигирской подпровинции в понимании А. П. Хохрякова (1989)) Восточно-Сибирской подобласти (Северо-Восточно-Азиатской провинции, по: Хохряков, 1989) Циркумбореальной области. Об этом, в частности, свидетельствует флористический состав сообществ, в том числе их доминантов и субдоминантов: господство редколесий из *Larix cajanderi*, наличие пойменных рощ из *Chosenia arbutifolia* и *Salix udensis*, кустарников *Salix krylovii*, кустарничков *Dryas grandis*, лугов из *Leymus interrior* и *Avenula dahurica*, господство в сырых горных тундрах *Carex arctisibirica* (в приколымских районах замещаемого *C. lugens*). В группировках щебнистых осыпей и вершин хорошо представлены эндемики и субэндемики Яно-Индигирской провинции: *Gorodkovia jacutica* (монотипный род), *Androsace gorodkovii*, *Senecio jacuticus* и др.

В пределах данной провинции растительные комплексы района исследований ясно принадлежат северной Орулгано-Момской подпровинции (Юрцев, 1974), существенно обедненной собственно гольцовыми видами (в том числе видами кустарничков: отсутствие *Cassiope ericoides*, *Rhododendron redowskianum*, *R. aureum* и др.; отсутствие кедрового стланика) и обнаруживающей повышенное сходство с горными тундрами арктической Якутии, что особенно четко проявляется в 2 верхних подпоясах пояса горных тундр. Это хорошо согласуется и с географическим положением района в северной части Верхне-Колымской горной страны — вблизи южного предела Арктической флористической области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.—Л., 1961. 716 с.

Арктическая флора СССР. Т. 1—10 / Под ред. А. И. Толмачева, Б. А. Юрцева. Л., 1960—1987.

Андреев В. Н., Галактионова Т. Ф., Перфильева В. И., Щербаков И. П. Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. Якутск, 1987. 156 с.

Вальтер Г. Растительность Земного шара. М., 1975. 428 с.

Егорова А. А., Васильева И. И., Степанова Н. А., Фесько Н. Н. Флора тундровой зоны Якутии. Якутск, 1991. 186 с.

Еловская Л. Г., Петрова Е. И., Тетерина Л. В. Почвы Северной Якутии. Новосибирск, 1979. 303 с.

Перфильева В. И., Тетерина Л. В., Карпов Н. С. Растительный покров тундровой зоны Якутии. Якутск, 1991. 194 с.

Флора Сибири. Т. 1—9 / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. Новосибирск, 1988—1994.

Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 153 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л., 1976—1982.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 440 с.

Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 16. М.—Л., 1964. С. 3—82.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

Томский государственный университет,
НИИ биологии и биофизики при ТГУ

Получено 23 II 1995

SUMMARY

The brief physical-geographical description of the investigated region, located in the middle part of Yana-Indigirka watershed on the southern spurs of Polousny range system in the north of Yakutia, is presented. The vegetation cover sketch and ecological-phytocoenotical description of the main landscape-forming types of vegetation (stony deserts, mountain tundras, peat bogs, riparian floodplains and open woodlands with fragments of northern-taiga larch, *Larix cajanderi* forest are given.

СООБЩЕНИЯ

УДК 58 : 001.4

© С. Г. Жилин, С. А. Тахтаджян

О ПРАВОПИСАНИИ ЖЕНСКИХ ЭПОНИМОВ В НАУЧНОЙ НОМЕНКЛАТУРЕ РАСТЕНИЙ[1]

S. G. ZHILIN, S. A. TAKHTAJAN. THE SPELLING OF FEMININE EPONYMS IN THE SCIENTIFIC NOMENCLATURE IN PLANTS

> **Если не знаешь названий, то теряется и познание вещей.**
>
> **Карл Линней, «Философия ботаники»**
> **(перевод Н. Н. Забинковой**
> **и С. В. Сапожникова)**

Вопрос о правописании эпонимов[2] является особенно актуальным в эпоху компьютеризации флористических исследований и создания различных data bases в ботанике. Мужские эпонимы создают значительно меньше заботы сравнительно с женскими, поэтому статья посвящена лишь последним. Авторы считают единственно грамотным решение рассматривать при латинизации русские женские фамилии на *-ова/-ева* как зависимые от соответствующих мужских. Лишь в таком случае будет обеспечиваться единообразие в передаче фамилии с кириллицы на латиницу. Образец для унификации при образовании женских эпонимов должен быть следующий: фамилия «*Пояркова*», пройдя стадии латинизации сначала через мужской род («*Pojarkovius*»), а затем через женский («*Pojarkovia*»), превращается в видовой эпитет «*pojarkoviae*» (родительный падеж).

Даже в начале XX в. женских эпонимов было так мало в систематике растений, что вопрос о каких-либо деталях их правописания не мог быть поставлен ввиду отсутствия вариантов. К тому же до XX в. при образовании женских эпонимов чаще использовались личные имена, а не фамилии.

Трудности с написанием касаются лишь эпонимов, образованных от славянских фамилий,[3] прежде всего в языках, использующих кириллицу. Добавим только, что за время существования СССР кириллицу обрели также многие неславянские языки.

За последние 100 лет значительно возросло число женщин в науке: в ботанике — больше, чем в других отраслях биологии; в палеоботанике (особенно в палеопалинологии) — больше, чем в необотанике; в СССР и России — больше, чем в других странах. Неудивительно, что и доля женских эпонимов за XX в. резко возросла как в процентном отношении, так и в абсолютном (численном) выражении.

Сейчас стало особенно хорошо заметно, что видовые эпитеты-эпонимы, данные в честь женщин, бытуют в двух основных формах: с падежными формантами *-iae* и

---

[1] Статья основана на докладе, прочитанном на заседании номенклатурной секции Русского ботанического общества 28 марта 1996 г. (Жилин, 1996).

[2] Этимология термина эпони́м: греч. eponymos, от ἐπι- — в сложных словах означает следование чему-либо, ὄνομα — имя. В биологии так обозначают название таксона (или журнала), образованное от имени какой-либо персоны. Эпонимом называют и само имя, по которому дано название, и получившееся при этом именование. Иными словами, и фамилия «*Пояркова*» — эпоним, и видовой эпитет *pojarkoviae* — тоже эпоним.

[3] Исключения редки. Первый из авторов уже указывал (Жилин, 1993а: 129) на неточность в эпониме в честь известной всем палеокарпологам Marjorie Elizabeth Jane Chandler: в видовом эпитете *Alchorneiphyllum chandleri* Rásky — должно быть *chandlerae* (к сожалению, в цитируемой рецензии незамеченная опечатка: *chandleriae*).

-ae, почти поровну. Когда формант *-ae* следует за согласными (за исключением окончания *-er*), очевидно, что перед нами грамматическая ошибка, которая в соответствии с Международным кодексом ботанической номенклатуры должна быть исправлена. Но досадно встречать и разнобой, когда в важном справочнике (Флора СССР. Алфавитные указатели..., 1964) значится: *Senecio igoshinae* Schischk., но *S. pojarkoviae* Schischk., хотя в оригинальной публикации — том 26 «Флоры СССР» — второй эпоним также не имеет *-i-*.

К истории русских фамилий

Далее мы должны также рассмотреть ситуацию с русскими и близкими к русским другими славянскими фамилиями. Женские фамилии в большинстве случаев возникают непосредственно от мужских фамилий — отца или мужа. В тех немногих ситуациях, когда фамилия дается найденышу, она все равно придумывается по известному всем носителям языка стереотипу и морфологически выглядит как бы данной по имени отца. Исторически самые распространенные фамилии возникли из именования по отцу, из «отечества» (отчества) или «дедичества», а именно: *Иван Иванов сын* («отечество») и *Петр Петров сын Хитрова* («дедичество»). В следующем поколении «отечество» переходило в «дедичество» (пока не потребовалось закрепления этих именований в качестве фамилий).

Женская фамилия зависима при образовании от мужской

На этой стадии бытования прозваний женские отличались тем, что могли включать одновременно имена отца и мужа. В качестве реальных примеров приводим отрывки из челобитной жены пристава Марины Лукьяновой дочери (1660 г.), составленной по обычаю того времени с обилием уменьшительных суффиксов — «приставова женишка Мишки Михайлова *Маринка Лукьянова дочь*» и из челобитной стрелецких жен (1676 г.) — «стрельца Наума Гаврилова жена ево *Овдотья Михайлова*» (Котков, 1974 : 312, 339). При желании другие примеры можно найти в работе В. К. Чичагова (1959), а также в документах архива Троице-Сергиева монастыря (Акты..., 1975).

Наиболее ясной является ситуация с образованием сначала отчества, а потом фамилии от имени отца: *Иван Иванов сын — Иван Иванов*, *Марина Лукьянова дочь — Марина Лукьянова*. Это самый распространенный в России тип фамилий: на *-ов/-ев*. По своей форме они являются краткими прилагательными. Другой тип фамилий, также из числа очень частых, — на *-ский/-ской* и *-цкий/-цкой*, представлен полными прилагательными (Унбегаун, 1995).

Важно подчеркнуть, что женская фамилия при образовании (и в историческом плане, и в наши дни: появление дочери, выход ее замуж) образуется из мужской.

При формировании видовых эпитетов-эпонимов из фамилий второго типа (*-ский* и *-цкий*) возникают ситуации, часть которых признается ошибочными с позиции латинской грамматики. Все варианты, возникающие при разном способе транскрибирования или транслитерирования русских фамилий на латынь, мы не рассматриваем, ибо в качестве видовых эпитетов они не подлежат исправлению (за исключением падежных окончаний).

Став латинским эпитетом, фамилия переходит из прилагательного в существительное. Чисто грамматические варианты, касающиеся падежных окончаний, необходимо проиллюстрировать, ведь только они и требуют корректировки˙ в случае неправильного образования. Например, был описан вид *Phoenicopsis òrlovskajae* Samyl. (Самылина, 1972), тогда как правильнее было бы *orlovskiae*: транскрибируя русскую фамилию *Орловская* через латынь сначала в мужском роде, а затем — в женском, получаем *Orlovskius — Orlovskia — orlovskiae*.

Проблема шире: не только русские фамилии, и не только на кириллице

Но если мы настаиваем на именно такой грамматической процедуре в отношении русских фамилий (она важна не столько ради облегчения транскрипции, сколько для достижения единообразия), то как поступим с польскими женскими фамилиями? Скажем, *Comptonia srodoniowae* Friis не должен ли преобразиться в *C. sŕodoniowiae*? Это является указанием на то, что, оказывается, нельзя решить вопрос лишь в пределах кириллицы.

Мы не рассматриваем сейчас ни белорусских, ни украинских или болгарских и иных фамилий на кириллице по той причине, что вопрос нужно решить принципиально. К тому же для поставленной задачи нет необходимости рассматривать все типы фамилий. Важно лишь рассмотрение грамматически изменяемых при своем образовании женских фамилий.

Вариантности окончаний эпитетов-эпонимов можно избежать, лишь следуя правилам Кодекса и латинской грамматики

Во всяком случае, руководства на русском языке дают противоречивые рекомендации по данному вопросу: *Беляева* транскрибируется как *Beljaeva*, эпитет соответственно *beljaevae* (Горностаев и др., 1974 : 84), *Победимова* — как *Pobedimova*, но эпитет — *pobedimoviae* (!) (Алексеев и др., 1989 : 46). Безусловно, следует разделить вопрос транскрипции фамилии автора научного труда и образованного им таксона (при котором автор необходимо значится) и проблему создания имени таксона, в рассматриваемом случае — видового эпитета.

Именно в силу зависимости формообразования женской фамилии от мужской в русском языке и следует при латинизации женской фамилии *Пояркова* первоначально отбросить окончание *-а*. Затем *Поярков-*, пройдя стадию латинизации через мужской род (*Pojarkovius*), обретает правильную латинскую форму *Pojarkovia* и дает видовой эпитет *pojarkoviae* (родительный падеж).

Ради единообразия следовало бы таким же способом образовывать видовые эпитеты-эпонимы и в случаях славянских языков, использующих латиницу, например польского языка.

Видимо, для большинства языков, на которых осуществляются научные публикации, а в первую очередь для английского, французского и немецкого как официальных «номенклатурных» языков, ситуация с женскими эпонимами настолько ясна, что из Ленинградского кодекса (Международный кодекс..., 1980) был убран последний поясняющий текст (введенный еще на Венском конгрессе 1905 г., см. Ошанин, 1911 : 24—25), а именно: «Те же самые положения применяются для эпитетов, произведенных от фамилий (или имен) женщин. Если эти эпитеты имеют форму имен существительных, то им даются окончания женского рода (например, *Cypripedium hookerae*, *Rosa beatricis*, *Scabiosa olgae*, *Omphalodes luciliae*)». Этот абзац процитирован по русскому изданию Сиэтлского кодекса, в котором он оказался сохраненным в последний раз (Международный кодекс..., 1974 : 62). Кстати сказать, по воспоминанию первого автора (который был на Ленинградском конгрессе секретарем Номенклатурного бюро), более того, судя по отчету Секции номенклатуры Ленинградского конгресса (Отчет..., 1979 : 134, 181) никакого обсуждения статьи 73 на заседаниях Секции номенклатуры (Ленинград, Дом ученых) не проводилось. Следовательно, процитированный выше текст был удален без обсуждения на Конгрессе, видимо, по решению Редакционного комитета, что, строго говоря, было сделано незаконно.

Впрочем, перестройка текста самого Кодекса, которая началась еще с Сиднейского конгресса, состоявшегося в 1981 г. (Линчевский, 1982), продолжилась после Берлинского конгресса (Егорова, 1993), и в нынешнем Токийском кодексе (International Code..., 1994) статья 73 присутствует под номером 60.

Единственное правило, касающееся правописания эпитетов-эпонимов в форме существительного в родительном падеже, заключено в параграфе 60.11: «The use of a termination (for example *-i*, *-ii*, *-ae*, *-iae*, *-anus*, *-ianus*) contrary to Rec. 60C.1 (but not 60C.2) is treated as an error to be corrected (see also Art. 32.6)».

Правильным решением может быть только строгое следование правилам (и советам), изложенным в Кодексе (International Code..., 1994): Articles 60—62.

Ситуация с женскими эпонимами такова, что уже возникли и продолжают образовываться варианты видовых эпитетов. Видимо, необходимо создание краткого и ясного дополнения к тексту Кодекса.

Многие русские таксономисты считают, что можно не исправлять написания женских эпонимов ни в ту, ни в другую сторону, т. е. оставлять так, как опубликовано в первоописании: *pojarkovae* и *pojarkoviae*, *orlovskajae* и *orlovskiae*. Но этим нарушается параграф 60.1 Токийского кодекса: «The original spelling of a name or epithet is to be retained, except for the correction of typographical or orphographical errors...» («Первоначальное написание названия или эпитета должно быть сохранено, кроме случаев, когда необходимо исправить опечатки или орфографические ошибки...» — перевод дан по тексту Ленинградского кодекса, параграф 73.1). Продолжим цитату из параграфа 60.1 (этой части фразы в Ленинградском кодексе еще не было): «...and the standardizations imposed by Art. 60.5 (*u*/*v* or *i*/*j* used interchangeably), 60.6 (diacritical signs and ligatures), 60.8 (compounding forms), 60.9 (hyphen), 60.10 (apostrophes), and 60.11 (terminations; see also Art. 32.6), as well as Rec. 60H.» («...а стандартизация предписана параграфами 60.5 (*u*/*v* или *i*/*j* в равнозначном использовании), 60.6 (диакритические знаки и лигатуры), 60.8 (составные формы), 60.9 (дефисы), 60.10 (апострофы), и 60.11 (окончания; см. также статью 32.6), так же как Советом 60H.»).

Еще одна важная для нашей темы цитата из Токийского кодекса охватывает параграф 60C.1(b) из Совета 60C: «If the personal name ends with a consonant (except *-er*), substantive epithets are formed by adding *-i-* (stem augmentation) plus the genetive inflection approriate to the sex and number of the person(s) honoured (e. g. *lecard-ii* for Lecard (m), *wilson-iae* for Wilson (f), *verlot-iorum* for the Verlot brothers, *braun-iarum* for the Braun sisters).» («Если личное имя оканчивается на согласный (исключая *-er*), то эпитет в форме существительного образуется добавлением *-i-* (приращением к основе) и флексии родительного падежа, присущей полу и числу чтимых персон [в честь которых называется растение] (т. е., *lecard-ii* для Lecard (m), *wilson-iae* для Wilson (f), *verlot-iorum* для братьев Verlot, *braun-iarum* для сестер Braun)»).

Так же надо поступать и с русскими фамилиями. Основу, которая представлена в соответствующей мужской фамилии (*Поярков* — *Pojarkov*), нужно расширить приращением *-i-* (*Pojarkovi-*), и только затем добавить окончание *-ae* (*pojarkoviae*).

Итак, Токийский кодекс квалифицирует отсутствие *i* после согласного как подлежащую исправлению орфографическую ошибку. Ситуация ясна. Но среди отечественных ботаников в этом отношении имеется колебание. Поэтому было бы желательно ввести в Кодекс, кроме приведенного примера с Wilson (f), также и пример образования эпитета-эпонима от русской женской фамилии.

Может показаться, что наше предложение противоречит параграфу 60C.1 (a) (=Совету 73C Ленинградского кодекса), где сказано об эпитетах от имен и фамилий, оканчивающихся на гласный, и приводится исключение: «кроме случаев окончания фамилии (или имени) на *-a*, когда добавляется *-e* (для единственного числа) или *-rum* (для множественного числа) (например, *triana-e* от Triana (мужской род)». Но примером в Кодексе является мужская фамилия, в женском роде не изменяемая. В русском же языке подавляющее большинство женских фамилий на *-a* образовано от соответствующих мужских, заканчивающихся на согласную. Поэтому в случае с ними и надо применять Совет 60C.1 (b). Еще раз повторим, что в Кодексе, на наш взгляд, данный случай должен быть представлен конкретным примером — русской фамилией.

Вопрос о правильности написания видовых эпитетов тем более актуален, что во всем мире осуществляются планы создания самых разнообразных баз данных, происходит инвентаризация региональных флор различного масштаба. В ботанической номенклатуре в связи с этим назревает буквально революция, подготовка к которой уже началась после Берлинского конгресса 1987 г. путем создания списков nomina protecta (подробнее см.: Жилин, 1993б, 1995). Пока созданы лишь перечни родовых названий, подлежащих защите. Правда, этот вариант перечней несовершенен. На очереди — составление списков видов (nomina protecta).

Решение о создании списков nomina protecta на Берлинском конгрессе не было случайным. Оно возникло в результате стихийного движения за стабилизацию номенклатуры. В принципе дело это безусловно нужное. Более того, оно признается как безотлагательное большинством (но пока менее 2/3 при голосовании на Номенклатурной сессии Токийского конгресса) номенклаторов. Важно, однако, сделать подготовляемые списки максимально корректными. Одним из маленьких препятствий к этому является неодинаковое истолкование разными систематиками параграфа 60.11 Токийского кодекса.

Заключение

Нами рассмотрена с позиции русского языка и латыни проблема правильного образования женских эпитетов-эпонимов, основанных на русских фамилиях наиболее распространенного типа — с окончаниями *-ов/-ев* в мужском варианте, *-ова/-ева* в женском, и отчасти с фамилиями типа *-ской/-ская.*

Правильность окончания *-ii* в мужских фамилиях типа *Поярков* никто не оспаривает. При таком положении дела с мужскими фамилиями будет непоследовательно латинизировать женскую фамилию *Пояркова* как *Pojarkova*, gen. sing. *Pojarkovae.* Ведь женская фамилия *Пояркова* образована от мужской *Поярков*, и основы у них одинаковы: *Поярков-*. Поэтому nom. sing. этой фамилии должен получить форму *Pojarkovia*, gen. sing. *Pojarkoviae.* Таким же образом следует латинизировать и другие женские фамилии на *-ова/-ева*, так что, став латинскими видовыми эпитетами-эпонимами, они должны обрести концовку *-iae.*

Различное написание окончаний в женских эпитетах-эпонимах можно объяснить разным пониманием способа латинизации фамилий. В странах с латиницей в качестве принятого алфавита эти ошибки случаются крайне редко, так как латинизацией фамилий в них не приходится заниматься. Те времена, когда ученые пользовались латынью в качестве полноценного языка науки, ушли. Поэтому переводом фамилии на латынь или приданием ей латинской формы сейчас почти не занимаются. Фамилию транскрибируют латинскими буквами, порой даже смешивая в ней признаки разных языков. И Международный кодекс ботанической номенклатуры не требует исправлений в написании фамилий латинскими буквами. Но когда дело касается названий растений, Кодекс четко регламентирует грамматические операции с фамилией, если она используется как название или часть названия растения. Во всех изданиях Кодекса, как и в Токийском (60.1, 60.11), предлагается исправлять орфографические ошибки, возникшие при образовании названий и эпитетов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акты Русского государства. 1504—1526 гг. М., 1975. 436 с.

Алексеев Е. Б., Губанов И. А., Тихомиров В. Н. Ботаническая номенклатура. М., 1989. 168 с.

Горностаев Г. Н., Забинкова Н. Н., Каден Н. Н. Латинские названия животных и растений. М., 1974. 148 с.

Егорова Т. В. О «Международном кодексе ботанической номенклатуры, принятом Четырнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Берлин, июль—август 1987 г.» // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 1—24.

Жилин С. Г. (*Рец.*) L. Hably, M. Szakaly. The Catalogue of leaf-fossil types preserved in Hungary // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 5. С. 128—130.

Жилин С. Г. (*Рец.*) Vascular plant families and genera. Compiled by R. Brummitt. 1992 // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 2. С. 140—144.

Жилин С. Г. О некоторых насущных проблемах номенклатуры растений // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 78—86.

Жилин С. Г. Заседание номенклатурной секции Русского ботанического общества // Ботанический вестник. 29 марта 1996 г., № 1(5). С. 1.

Линчевский И. А. Решения номенклатурной секции XIII Международного ботанического конгресса (Сидней, август 1981) (Краткая информация) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 11. С. 1557—1561.

Котков С. И. Московская речь в начальный период становления русского национального языка. М., 1974. 360 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Одиннадцатым Международным ботаническим конгрессом. Сиэтл, август 1969 г. Л., 1974. 270 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым Международным ботаническим конгрессом. Ленинград, июль 1975. Л., 1980. 284 с.

Отчет. XII Международный ботаническии конгресс. Ленинград, 3—10 июля, 1975. Л., 1979. 223 с.

Ошанин В. Ф. Кодексы международных правил систематической номенклатуры. СПб., 1911. 54 с.

Самылина В. А. Систематика рода *Phoenicopsis* // Тр. Геол. инст. АН СССР. 1972. Вып. 230. С. 44—81.

Унбегаун Б.-О. Русские фамилии. М., 1995. 448 с.

Флора СССР. Алфавитные указатели к тт. I—XXX / Под ред. Е. Г. Боброва и Н. Н. Цвелева. М.—Л., 1964. 264 с.

Чичагов В. К. Из истории русских имен, отчеств и фамилий. М., 1959. 128 с.

International Code of botanical nomenclature (Tokyo Code). Adopted by the Fifteenth International botanical congress, Yokohama, August—September 1993. Koenigstein, 1994. 389 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 29 VII 1996

SUMMARY

The authors try to introduce a consensus on the correct orthography of epithets formed from feminine Slavonic surnames of the most widespread type (those ending in *-ova*, *-eva*). These surnames are derived from the respective masculine ones. The Russian masculine surname *Поярков*, for example, transcribed into Latin, becomes *Pojarkovius*, giving in the genetive singular the eponymous epithet *pojarkovii*. Likewise, the grammatically correct Latin form of *Пояркова* is *Pojarkovia*, giving, in the genetive singular, the epithet *pojarkoviae*. So the forms like *pojarkovae* (without *-i-*) must be corrected.

УДК 582.842.3 : 581.332

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 2

© О. А. Гаврилова

ЗНАЧЕНИЕ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ ТРИБЫ *FLACOURTIEAE* (*FLACOURTIACEAE*)

O. A. GAVRILOVA. THE SIGNIFICANCE OF PALYNOLOGICAL CHARACTERS FOR SYSTEMATICS AND PHYLOGENY IN THE TRIBE *FLACOURTIEAE* (*FLACOURTIACEAE*)

С помощью СМ и СЭМ исследована пыльца 14 видов, относящихся к 7 родам трибы *Flacourtieae* (сем. *Flacourtiaceae*, пор. *Violales*). Изученные пыльцевые зерна являются 3-бороздно-оровыми, мелкими, с микроперфорированной скульптурой. У вида *Idesia polycarpa* скульптура микросетчатая. Очень похожие пыльцевые зерна обнаружены у представителей триб *Homalieae*, *Scolopieae* и *Prockieae*. Результаты изучения морфологии пыльцы подтверждают представления о единстве трибы *Flacourtieae* и о ее промежуточном положении в семействе между трибой *Oncobeae* и более продвинутой трибой *Casearieae*.

Триба *Flacourtieae* является центральной трибой обширного пантропического сем. *Flacourtiaceae* (*Violales*). Виды *Flacourtieae* распространены в тропиках и субтропиках обоих полушарий, редко в умеренных областях Южной Америки. Согласно последней системе семейства (Lemke, 1988), триба *Flacourtieae* включает в себя 14 родов, большинство из которых состоит из 1—3, реже — 10—15 видов, и только род *Xylosma* Forst. f. насчитывает около 100 видов. В системе А. Л. Тахтаджяна (1987) эти же роды относятся к одноименной трибе подсем. *Flacourtioideae* сем. *Flacourtiaceae*, т. е. триба принимается в том же объеме, как в системе D. Lemke (1988). Но даже в этих границах Тахтаджян описывает это семейство как очень полиморфное и, вероятно, не вполне естественное. На основании данных морфологии, анатомии древесины и хемотаксономии Lemke (1988) разделяет сем. *Flacourtiaceae* на 3 различных группы, не придавая им, однако, определенного таксономического ранга; к 3-й группе относятся трибы *Flacourtieae*, *Casearieae* и *Bembicieae*. По мнению автора, роды этих триб являются наиболее высокоразвитыми представителями семейства и различаются главным образом положением завязи (у видов *Flacourtieae* завязь верхняя). При этом Lemke (1988) помещает трибу *Flacourtieae* между предположительно примитивной трибой *Oncobeae* и более высокоспециализированной *Casearieae*. Это подтверждается данными анатомии ксилемы (Miller, 1975) и хемотаксономическими данными.

Пыльца 9 родов трибы была исследована (Keating, 1973) с помощью светового микроскопа (СМ). Некоторые палинологические данные об отдельных видах также приводились различными авторами (Selling, 1947; Ikuse, 1956; Самигулина, 1957; Морфология..., 1960; Guinet, 1962; Rethore, 1963; Bronckers, 1967; Heusser, 1971; Huang, 1972; Shimakura, 1973; Nakamura, 1980; Taylor, Zavada, 1986). С помощью электронного микроскопа (СЭМ) изучены пыльцевые зерна только 2 видов родов *Azara* Ruiz et Pav. и *Itoa* Hemsl. (Keating, 1975).

Цель данной работы — изучение пыльцы видов трибы с помощью СЭМ, а также анализ и использование палинологических признаков для систематики и филогении. Для решения этих вопросов были поставлены следующие задачи: дать характеристику пыльцевых зерен исследованных видов; описать многообразие морфологических особенностей пыльцы и выявить диагностические признаки, а также сопоставить полученные данные с результатами исследований морфологии пыльцы в других трибах семейства.

Материал и методика

Нами проведено исследование пыльцевых зерен 14 видов, относящихся к 7 родам трибы *Flacourtieae* (сем. *Flacourtiaceae*, пор. *Violales*). Использован гербарный материал коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН).

Исследования проводили на сканирующем электронном микроскопе JSM-35.

Образцы, изученные на световом микроскопе, обрабатывали по стандартному ацетолизному методу (Erdtman, 1952). Фотографирование световых препаратов производили на фотомикроскопе МБИ-15 при 1000-кратном увеличении.

Для рода *Idesia* Maxim. были сделаны препараты сколов пыльцы следующим образом: после обработки стандартным ацетолизным методом пыльцу в капле воды наносили на держатель и резали на замораживателе. Далее в капле воды переносили на столик-держатель, производили напыление золотом и фотографировали на СЭМ.

В работе были использованы материалы палинологической иконотеки (Архангельский, 1982).

Исследованы следующие образцы. *Azara dentata* Ruiz. et Pav.: New Zeyland, 1939, N 563, Fischer; *A. lanceolata* Hook. f.: Chile, prov. Malleco, 1968, N 5323; *Dovyalis caffra* (Hook. f. et Harv.) Warb.: Madagascar, 1981, N 464; *D. hebecarpa* Warb.: Ceylon, 1971, N 9540, W. T. Gillis; *Flacourtia cataphracta* Roxb.: Burma, 1937, N 6937, F. G. Dickison; *F. inermis* Roxb.: Philippines, 1909, N 9125, C. R. Robinson; *Idesia polycarpa* Maxim.: a) 1955, N C1113; б) Адлер, Краснодарский край, Совхоз Южн. культур, 12 VI 1952, Дейле; *Ludia sessiliflora* Lam.: sine coll., sine loc.; *Poliothyrsis sinensis* Oliv.: Royal Bot. Gard., Edinburg, Cult. plants, 1952, N C252; *Xylosma kaalense* Sleumer: New Caledonia, 26 XI 1983, N 6056; *X. longispinum* Rose: Mexica, 16 XI 1895, N 6195, C. G. Pringle; *X. nitidum* Clos: Uruguay, 1877, N 1122, P. Lorentz; *X. stawaliense* Seem.: Hawaian Island, 23 VII 1895, N 2611; *X. venosum* N. E. Br.: Argentina, 28 XI 1978, N 3651, S. A. Renvoize.

Результаты и их обсуждение

Пыльцевые зерна всех исследованных видов 3-бороздно-оровые, мелкие (полярная ось — от 14 до 24 мкм, экваториальный диаметр — от 8 до 16 мкм), эллипсоидальные, очертание с полюса — округлое или округло-3-лопастное, с экватора — эллиптическое. Экзина толщиной от 0.8 до 1.4 мкм, 2-слойная. Эктэкзина тектатная, разделенная на подстилающий слой, столбиковый слой и покров, причем все 3 слоя примерно равны по толщине. Поверхность пыльцы исследованных видов (кроме *Idesia polycarpa*) микроперфорированная. Микроперфорации округлой, удлиненной или неправильной формы, расположенные равномерно по поверхности, но у отдельных видов края борозд гладкие. У пыльцевых зерен *Dovyalis hebecarpa* поверхность на мезокольпиуме микроперфорированная, а на полюсах — микросетчатая. Поверхность пыльцы *Idesia polycarpa* — микросетчатая. Рельеф стенок между перфорациями округлый, реже гребневидный. У некоторых видов в столбиковом слое эктэкзины пыльцевых зерен обнаружены «свободные» столбики (по одному на перфорацию), не достигающие покрова. Борозды длинные. Особенности строения пыльцевых зерен конкретных исследованных видов представлены в таблице.

Указанные признаки характерны для большинства представителей всего сем. *Flacourtiaceae*. Различия при подробном рассмотрении обнаруживаются в строении ор и скульптуре поверхности.

Еще R. Keating (1973) при описании апертур отдельных видов флакуртиевых использовал термин — бороздно-оровидные. т. е., по определению G. Erdtman (1952: 45), «пыльцевые зерна кольпатные с неясно выраженными орами». И действительно, у видов трибы *Flacourtieae* при исследовании с помощью СМ наблюдаются нечетко ограниченные оры, слабо удлиненные в экваториальном направлении с размытыми краями; околооровые утолщения эндэкзины — угловатые, они образованы лишь в местах пересечения борозды и оры. У представителей других триб семейства, кроме *Erythrospermeae*, оры резче обозначены, часто более экваториально удлиненные, околооровые утолщения встречаются также по всей протяженности ор. Таким образом, нам так же представляется более точно охарактеризовать исследованные пыльцевые зерна как бороздно-оровидные. В другой своей работе Keating (1975) отметил несколько апертурных типов (3-бороздные, 3-бороздно-оровидные, 3-бороздно-оровые, 3-поровые) у одного образца *Azara fernandeziana* C. Gay. Однако такого разнообразия на изученном материале нами не обнаружено.

При характеристике типов поверхности мы использовали терминологию, предложенную J. Praglowski и W. Punt (1973): микросетчатая экзина (стенки ячей и просвет ячей в диаметре < 1 мкм, причем стенки уже, чем просвет); перфорированная экзина

Палиноморфологические признаки исследованных видов трибы *Flacourtieae*

Виды	Размер пыльцы (полярная ось/экваториальный диаметр), мкм	Очертание пыльцы (с полюса/с экватора)	Тип поверхности	Особенности строения поверхности пыльцевых зерен			
				форма и размер перфораций (ячей), мкм	рельеф; расстояние между перфорациями (ячеями), мкм	наличие «свободных» столбиков	наличие гладкой поверхности края борозд
Azara dentata	17/11	Округлое/овальное	Микроперфорированная	Удлиненная, 0.3—0.5	Гребневидный, 0.5—0.6	+	+
A. lanceolata	19/8	Округло-3-лопастное/овальное	То же	Удлиненная, 0.2—0.4	Гребневидный, 0.4—0.6	+	—
Dovyalis caffra	21/12	Округлое/овальное	» »	Неправильная, 0.2—0.4	Округлый, 0.5—0.6	+	—
D. hebecarpa	21/12	Округло-3-лопастное/овальное	Микроперфорированная/микросетчатая	Неправильная, 0.2—0.3 (0.5—14)	Округлый, 0.5	+	—
Flacourtia cataphracta	15/12	Округлое/овальное	Микроперфорированная	Округлая, неправильная, 0.1	Округлый, 0.4—0.5	—	+
F. inermis	15/12	То же	То же	Неправильная, 0.1—0.3	Округлый, 0.4—0.5	—	—
Idesia polycarpa	22/12	Округло-3-лопастное/овальное	Микросетчатая	Неправильная, 0.3—1.4	Округлый, 0.2—0.3	—	+
Ludia sessiliflora	21/14	Округлое/овальное	Микроперфорированная	Округлая, удлиненная, 0.1	Округлый, 0.3—0.5	—	—
Poliothyrsis sinensis	13/10	То же	То же	Удлиненная, 0.1—0.2	Округлый, 0.5—0.8	—	—
Xylosma kaalense	14/12	» »	» »	Удлиненная, 0.2—0.3	Округлый, 0.3—0.6	+	—
X. longispinum	20/14	Округло-3-лопастное/овальное	» »	Округлая, неправильная, 0.1—0.2	Слабогребневидный, 0.5—0.7	—	—
X. nitidum	22/16	Округлое/овальное	» »	Удлиненная, 0.4—0.6	Округлый, 0.5—1	+	+
X. stawaliense	18/14	То же	» »	Округлая, 0.1—0.2	Слабогребневидный, 0.4—0.5	—	—
X. venosum	20/13	» »	» »	Округлая, 0.1—0.2	Округлый, 0.4—0.5	—	—

(размер перфораций < 1 мкм, а расстояние между ними > 1 мкм); микроперфорированная экзина (диаметр перфораций и расстояние между ними < 1 мкм, но при этом стенки между перфорациями в 2—5 раз шире, чем диаметр перфораций). Исследованные пыльцевые зерна имеют главным образом микроперфорированную поверхность (табл. I, *2*, *4*; II, *2*, *6*, *8*). У вида *Dovyalis hebecarpa* (табл. II, *3*, *4*) экзина на мезокольпиуме микроперфорированная, а ближе к полюсам и на апокольпиуме — микросетчатая. Этот признак можно считать диагностическим для вида. Поверхность пыльцы монотипного рода *Idesia Maxim* — микросетчатая (табл. I, *6*).

При более детальном анализе микроперфорированные поверхности различаются по диаметру микроперфораций, а также по форме стенок между перфорациями. У пыльцы видов трибы *Flacourtieae* преобладают перфорации диаметром > 0.1 мкм (табл. II, *2*, *6*, *8*), тогда как у представителей триб *Erythrospermeae* и *Oncobeae*, морфологически и анатомически считающихся более примитивными, чаще встречается пыльца с микроперфорациями < 0.1 мкм в диам. (табл. I, *2*, *4*). Н. Р. Мейер (1980) также считает, что увеличение диаметра перфораций на поверхности пыльцевых зерен является эволюционно продвинутым признаком. Keating (1975) исследовал пыльцевые зерна отдельных представителей флакуртиевых с помощью электронного микроскопа и обнаружил, что на поверхности пыльцы профиль стенок между перфорациями бывает либо округлый, либо гребневидный, причем, по его наблюдениям, первый вариант встречается у примитивных видов, а второй — у более продвинутых. Однако при анализе полученных нами результатов эти данные не подтвердились. Профиль поверхности стенок между перфорациями у представителей *Flacourtieae* — округлый (табл. I, *2*, *4*; II, *6*, *8*), за редким исключением (у видов рода *Azara* Ruiz et Pav. он гребневидный (табл. II, *2*)), а у более примитивных представителей триб семейства гребневидный рельеф стенок между перфорациями встречается чаще.

Еще одной особенностью структуры экзины представителей флакуртиевых является наличие столбиков в эктэкзине (по одному на перфорацию), головки которых не сливаются, не образуют покрова, а остаются «свободными». J. Schaeffer (1972), изучая пыльцу рода *Hydnocarpus* Gaerth. (триба *Pangieae*, сем. *Flacourtiaceae*), также отметил наличие свободных столбиков в эктэкзине отдельных видов. Он считал, что предковым типом пыльцы в сем. *Flacourtiaceae* являются мелкие пыльцевые зерна с микросетчатой скульптурой, а появление свободных столбиков в эктэкзине рассматривал как элемент специализации, причем объединение видов в палинологические типы и подтипы соответствовало таксономическому разделению рода на секции. Keating (1975) отметил свободные столбики у вида *Azara fernandeziana.* Свободные столбики нами обнаружены еще у 5 видов из различных родов трибы *Flacourtieae* (см. таблицу; табл. II, *2*, *6*, *8*), но лишь у рода *Azara* этот признак является постоянным. У представителей триб *Erythrospermeae*, *Oncobeae* и *Casearieae*, по нашим данным, свободные столбики встречаются крайне редко, но в трибах *Prockieae*, *Homalieae* и *Scolopieae*, так же как в трибе *Flacourtieae*, у половины исследованных видов отмечена вышеописанная структура экзины.

Для экзины пыльцевых зерен некоторых видов рассматриваемой нами трибы характерно наличие гладкой поверхности у края борозд (табл. I, *7*; II, *1*, *7*). Таких видов в трибе *Flacourtieae* насчитывается 5.

E. Gilg (1925) разделял трибу *Flacourtieae* на подтрибы *Flacourtiineae* и *Idesiinae.* Палиноморфологически мы не можем провести между подтрибами границу. Микросетчатая поверхность пыльцевых зерен рода *Idesia* выделяется не только среди видов трибы *Flacourtieae*, но также среди других представителей сем. *Flacourtiaceae.* W. Morawetz (1981) отмечал также редкую уникальную структуру эпидермы у *Idesia.* По своему строению микросетчатая экзина этого рода отличается более тонкими подстилающим слоем, покровом и более мощным столбиковым слоем (табл. I, *8*) от микроперфорированных экзин, встречающихся у остальных представителей трибы *Flacourtieae*, где все 3 слоя эктэкзины приблизительно равны по толщине. Поскольку удлинение столбикового слоя считается более специализированным признаком в палиноморфологии (Мейер, 1980), то пыльцевые зерна рода *Idesia* следует признать наиболее специализированными в трибе. Тахтаджян (1987) говорит об историческом родстве сем. *Salicaceae* с *Flacourtiaceae*, особенно с родами *Idesia* и *Itoa*, что подтверждается данными анатомии древесины (Miller, 1975). Но результаты исследования вторичной флоэмы и фитохимии отрицают это сближение (Metcalfe, Chalk, 1950). У рода *Salix* пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые с сетчатой, редко микросетчатой скульптурой (Rowley, Erdtman, 1967). В ряду от микроперфорированных поверхностей (большинство представителей сем. *Flacourtiaceae*) к микросетчатой (род *Idesia*, несколько видов рода *Salix*) и сетчатой (большинство видов рода *Salix*) происходит увеличение столбикового слоя, утоньшение подстилающего слоя и покрова, т. е. наблюдаются определенные элементы специализации. Таким образом, согласно палиноморфологическим данным допустима возможность родства семейств *Salicaceae* и *Flacourtiaceae* через род *Idesia*.

На филогенетической схеме сем. *Flacourtiaceae* (Warburg, 1894; Gilg, 1925) триба *Flacourtieae* расположена в центре и связывает примитивные трибы *Oncobeae* и *Pangieae* с более специализированной трибой *Casearieae*. Miller (1975) подчеркивает, что на основании данных по анатомии древесины триба *Flacourtieae* оказывается промежуточной между трибами с широкими порами сосудов (*Oncobeae*, *Berberidopsideae*, *Pangieae*) и трибами с мелкими порами сосудов (*Homalieae*, *Scolopieae*, *Casearieae*). Keating (1973) на основании данных СМ отмечал большое сходство пыльцевых зерен у представителей триб *Scolopieae*, *Homalieae*, *Prockieae* и *Flacourtieae*. Данными СЭМ действительно подтверждается, что скульптура пыльцевых зерен всех исследованных видов этих триб одинакова, включая такие особенности, как наличие свободных столбиков в эктэкзине и гладкой поверхности у края борозд. У представителей *Erythrospermeae* и *Oncobeae* микроперфорации пыльцевых зерен обычно меньшего размера, а также встречаются другие типы поверхности (гладкая, гребенчато-микроперфорированная). Наибольший диаметр перфораций отмечен у видов триб *Flacourtieae* и *Casearieae*, что считается элементом специализации. У отдельных видов трибы *Casearieae* обнаружены 4—5-бороздно-оровые пыльцевые зерна с гребенчатой скульптурой, а также более отчетливая форма и больший размер ор, так что именно в этой трибе все пыльцевые зерна являются четко бороздно-оровыми, т. е., по мнению палинологов, расположенными на более высоком эволюционном уровне.

Таким образом, морфологией пыльцы подтверждается естественность трибы *Flacourtieae*, очень близкое родство с трибами *Scolopieae*, *Homalieae* и *Prockieae*, а также ее положение в семействе между примитивной трибой *Oncobeae* и более продвинутой *Casearieae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архангельский Д. Б. Палинологическая иконотека, ее цели и задачи // Бот. журн. 1982. Т. 65. № 5. С. 667—671.

Мейер Н. Р. Вероятные направления эволюции спородермы голосеменных и некоторых покрытосеменных // Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980. С. 86—92.

Морфология пыльцы растений Китая. Пекин, 1960. 276 с. (на кит. яз.).

Самигулина Е. П. Морфология пыльцы некоторых современных растений // Сб. по вопросам стратиграфии. Тр. Горно-геол. ин-та Уральск. филиала АН СССР. Свердловск, 1957. Вып. 28. С. 37—61.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Bronckers F. Palynologie africaine. 7 // Bull. Inst. Franc. Afrique Noire. 1967. Ser. A29. P. 471—472.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stocholm, 1952. 539 p.

Gilg E. Flacourtiaceae // A. Engler. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 ed. Leipzig, 1925. Bd 21. S. 377—457.

Guinet Ph. Pollens d'Asie Tropicale. Pondichery, 1962. 8 p.

Heusser C. J. Pollen et spores of Chile. Modern types of Pteridophyta. Gymnospermae and Angiospermae. Tucson, Aris., 1971. 167 p.

Huang T.-Ch. Pollen flora of Taiwan: Univ. Bot. Depart. Press. 1972. 297 p.

Ikuse M. Pollen grains of Japan. Tokyo, 1956. 59 p.

Keating R. C. Pollen morphology and relationships of the *Flacourtiaceae* // Ann. Miss. Bot. Gard. 1973. Vol. 60. N 2. P. 273—305.

Keating R. C. Trends of specialization in pollen of *Flacourtiaceae* with comparative of *Cochlospermaceae* and *Bixaceae* // Grana. 1975. Vol. 30. P. 29—49.

Lemke D. E. A synopsis of *Flacourtiaceae* // Aliso. 1988. Vol. 12. N 1. P. 29—43.

Metcalfe C. R., *Chalk L.* Anatomy of Dycotyledons. Oxford, 1950. 1500 p.

Miller R. B. Systematic anatomy of the xylem and comments on the relationships of *Flacourtiaceae* // J. Arnold. Arbor. 1975. N 56. P. 20—102.

Morawetz W. The systematic position of the genus Prockia. Karyology and epidermis structure as compared with *Flacourtia* (*Flacourtiaceae*), *Grewia* (*Tiliaceae*) and related genera // Pl. Syst. Ecol. 1981. Vol. 193. N 2. P. 57—76.

Nakamura J. Diagnostic characters of pollen grains. Osaka, 1980. Pt 1—2. 247 p. (на яп. яз.)

Praglowski J., *Punt W.* An elucidation of the microreticulate structure of the exine // Grana. 1973. Vol. 13. P. 45—50.

Rethore J. Notes palinologique sur quelques especes malgaches attribuees a la famille des Flacourtiacees // Adansonia. 1963. T. 3. Fas. 2. P. 236—239.

Rowley J. R., *Erdtman G.* Sporoderm in *Populus* and *Salix* // Grana palynologica. 1967. Vol. 7. N 2—3. P. 517—567.

Schaeffer J. Pollen morphology of the genus *Hydnocarpus* (*Flacourtiaceae*) with notes on related genera // Blumea. 1972. Vol. 20. P. 65—87.

Selling O. Studies in Hawalien pollen statistics. Pt 2. The pollen of the Hawalian phanerogams. Goteborg, 1947. 430 p.

Shimakura M. Palynomorphs of Japanese plants. Osaka, 1973. Vol. 5. P. 1—60.

Taylor T. N., *Zavada M. S.* Development and functional aspects of fossil pollen // Linn. Soc. Symp. 1986. Ser. 12. P. 165—178.

Warburg O. *Flacourtiaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Vol. 33. Pt 6. P. 1—56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VI 1994

SUMMARY

The pollen of 14 species from 7 genera of the tribe *Flacourtieae* (the family *Flacourtiaceae*) was examined using light microscope and SEM. Small, three-colporate, microperforate grains of these species are similar to pollen of the tribes *Homalieae*, *Scolopieae* and *Prockieae*. Pollen of *Idesia polycarpa* Maxim. is marked by the microreticulate sculpture. The pollen morphology suggests the homogenety of tribe *Flacourtieae* and its possible intermediate position in the family *Flacourtiaceae* between the tribe *Oncobeae* and more advanced tribe *Casearieae*.

УДК 582.715 (47)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 2

© В. В. Бялт

ЗАМЕТКИ О ТОЛСТЯНКОВЫХ (*CRASSULACEAE*) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

V. V. BYALT. NOTES ON THE FAMILY *CRASSULACEAE* OF EASTERN EUROPE

Приведены новые местонахождения для некоторых редких видов из семейства толстянковых (Crassulaceae). *Tillaea vaillantii* впервые обнаружен в европейской части Северо-Западного Казахстана. *Aizopsis kamtschaticum* найден в одичавшем состоянии на территории Восточной Европы (в Литве).

Во время обработки гербарных материалов по сем. *Crassulaceae* DC. в коллекциях Гербариев Ботанического института РАН (LE), Главного ботанического сада (MHA) и Московского университета (MW) нами были обнаружены новые данные о распространении на территории Восточной Европы некоторых редких растений из этого семейства, которые считаем необходимым обнародовать в данной статье.

1. *Tillaea vaillantii* Willd. 1798, Sp. Pl. ed. 4, 1, 2 : 720; Борис. 1939, Фл. СССР, 9 : 11.

Тиллея Вайяна представляет собой типичный пример редкого растения с очень широким ареалом. Область распространения этого вида включает юго-восток России, южную Украину, Средиземноморье, Казахстан, Среднюю Азию, Западный Китай, большую часть Африки и Северную Америку. В то же время практически все известные местонахождения *T. vaillantii* оказываются на значительном удалении друг от друга, иногда эти расстояния измеряются сотнями километров.

При этом большинство местонахождений этого растения на территории Восточной Европы известно очень давно и приводится во всех флорах, включающих в себя данную территорию (Шмальгаузен, 1895; Борисова, 1939, 1966; Барбарич, 1950; Бордзіловський, 1953; Определитель..., 1987, и др.). Среди них можно указать окрестности городов Первомайска и Вознесенска (Ольвеополя), пос. Трикраты (Николаевская обл., Украина), окрестности городов Красноармейска (Сарепты) и Покровска (Энгельса), г. Чапчачи (Россия). Одна из последних находок этого растения — в окр. г. Борисоглебска, пойма р. Хопер (Воронежская обл.) (Нескрябина, Печенюк, 1990).

До сих пор не было ни одного достоверного указания на то, что *T. vaillantii* произрастает в европейской части Северо-Западного Казахстана. Поэтому, первая находка данного вида в этом районе представляется нам очень интересной и заслуживающей опубликования. Тиллея Вайана была собрана в мае 1990 г. Г. Клинковой и И. Шанцером на берегах соленого оз. Боткуль. Причем сначала растение было обнаружено на западном берегу озера, который относится к Палласовскому р-ну Волгоградской обл. (Россия), а на следующий день его нашли также и на восточном берегу, который входит в Урдинский р-н Уральской обл. (Казахстан). Растения произрастали в большом количестве на илистых местах, вдоль лиманов озера (гербарные образцы хранятся в MHA!).

По-видимому, *T. vaillantii* может быть обнаружен по берегам других подобных озер в опустыненных районах Западного Казахстана и Юго-Восточной России. Возможно, это растение остается незамеченным коллекторами из-за своих маленьких размеров и эфемерного образа жизни.

2. *Hylotelephium* × *zhiguliense* Tzvel. 1993, Новости сист. высш. раст. 29 : 135.

Как оказалось, этот нототаксон встречается не только в районе Самарской луки, откуда он был впервые описан Н. Н. Цвелевым. Среди неопределенных материалов Гербария ГБС в Москве (MHA) нами обнаружен гербарный образец, собранный Е. Е. Гогиной и А. Е. Маценко в окр. пос. Гумрак близ г. Волгограда, где вид произрастал на плакоре в степи и по выходам песчаников на склонах оврага. Данное растение, без сомнения, относится к *H.* × *zhiguliense*, так как обладает рядом переходных признаков между *H. purpureum* (L.) Holub и *H. stepposum* (Boriss.) Tzvel. Среди них можно назвать пурпурные цветки (как у первого таксона), а также супротивные, стеблеобъемлющие листья и многочисленные округлые корни (как у второго таксона). По-видимому, подобные гибриды иногда встречаются в Поволжье как в местах прямого контакта родительских видов, так и без их присутствия (Цвелев, 1993).

3. *Sempervivum ruthenicum* (Koch) Schnittsp. et Lehm. 1858, Flora, 1858 : 5; Борис. 1939, Фл. СССР, 9 : 21.

До недавнего времени для Крыма указывалось единственное местонахождение

S. ruthenicum, приуроченное к окрестностям г. Симферополя (Борисова, 1960; Рубцов, 1972; Определитель..., 1987). Однако в мае 1988 г. Н. Шведчиковой это растение было обнаружено на восточном склоне г. Хабакалс в окр. пос. Громовка (Восточный Крым). Так как молодила относятся к довольно поздноцветущим растениям, то в мае они были представлены в виде розеток, которые росли на отвесных скалах и в расщелинах. Поэтому живые розетки были привезены Шведчиковой в Москву и позднее зацвели в Ботаническом саду МГУ. Приложенные к основному гербарию части соцветий позволяют определить этот вид как *S. ruthenicum*. Не исключено, что это редчайшее для Крыма растение в дальнейшем будет найдено и в других местах, и прежде всего в Восточном Крыму.

4. *Aizopsis kamtschatica* (Fisch.) Grulich, 1984, Preslia, 56, 1 : 37. — *Sedum kamtschaticum* Fisch. 1840, Ind. Sem. (St. Petersb.), 7 : 54; Борис. 1939, Фл. СССР, 9 : 69. — *S. aizoon* L. subsp. *kamtchaticum* (Fisch.) Hult. 1929, Fl. Kamtsch. 3 : 6; Fröd. 1931, Acta Horti Gothoburg, 6 : 80.

В настоящее время накоплены многочисленные фактические сведения, позволяющие считать *Sedum* L. subgen. *Aizoon* (Koch) H. Ohba — достаточно естественную группу растений, объединяющих виды родства *Sedum aizoon* L., — отдельным родом. В частности, в пользу этого свидетельствуют недавние исследования (Паланов, 1988, 1989), в результате которых выявлены четкие морфологические и анатомические отличия видов рода *Aizopsis* Grulich от видов рода *Sedum* L. s. str. Кроме того, данная группа обладает четко очерченным общим ареалом, охватывающим Южный Урал, юг Западной и Восточной Сибири, часть Дальнего Востока, Монголию, Китай, Манчжурию, Корею и Японию.

Что касается *Aizopsis kamtschatica*, то этот вид широко распространен на самом востоке общеродового ареала (Восточная Сибирь, Дальний Восток, Северный Китай, Корея и Япония). В Восточной Европе до сих пор он известен только в культуре. Из-за определенного внешнего сходства, это растение иногда принимается за *A. hybrida* (L.) Grulich (*Sedum hybridum* L.). Однако эти 2 таксона достаточно хорошо различаются. У *A. hybrida* цветки желтые, плоды зеленоватые, но с красноватым носиком (после цветения некраснеющие), чашелистики ланцетные, туповатые, бледно-зеленые, листья довольно узкие, почти ромбовидные, растения с длинными, ветвистыми, ползучими корневищами, с блестящей корой. В то же время *A. kamtschatica* имеет оранжевые или оранжево-желтые цветки, плоды целиком красноватые, чашелистики яйцевидные с вытянутой верхушкой, листья продолговато-яйцевидные, но не ромбовидные, растения не образуют длинных ползучих корневищ.

Как оказалось, *A. kamtschatica* может быть встречен в одичавшем состоянии. Об этом свидетельствует гербарный образец, обнаруженный нами среди неопределенных материалов по сем. *Crassulaceae* в Гербарии МГУ (MW). Растение было собрано Сигналовой и Селезневой 5 августа 1972 г. в окр. г. Нида на Куршской косе (Литва).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барбарич А. І. Род *Sedum* L. // Визначник рослин УРСР. Київ, 1950. С. 113—116.

Бордзіловський Е. И. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора УРСР. Київ, 1953. С. 445—467.

Борисова А. Г. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М.—Л., 1939. Т. 9. С. 8—134.

Борисова А. Г. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора Крыма. М., 1960. Т. 2. Вып. 2. С. 4—9.

Борисова А. Г. Заметки о *Crassulaceae*. 1 // Нов. сист. высш. раст. 1966. С. 140—143.

Нескрябина Е. С., Печенюк Е. В. *Tillaea vaillantii* (*Crassulaceae*) в Воронежской области // Бот. журн. 1990. Т. 76. № 12. С. 1775—1776.

Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. 546 с.

Паланов А. В. Морфолого-анатомическая характеристика среднеазиатских родов семейства толстянковых в связи с их систематикой // Тр. Молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1988. № 5682-В88. 20 с.

Паланов А. В. О роде *Hylotelephium* (*Crassulaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 43—46.

Рубцов Н. И. Определитель высших растений Крыма. Л., 1972. 550 с.

Цвелев Н. Н. Заметки о некоторых видах Восточной Европы // Нов. сист. высш. раст. 1993. Т. 29. С. 134—142.

Шмальгаузен И. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1895. 468 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 V 1996

SUMMARY

New locations of some rare species of the family *Crassulaceae* are recorded. *Tillaea vaillantii* Willd. is found in the European part of Kazakhstan for the first time. *Aizopsis kamtschaticum* (Fisch.) Grulich is found to have naturalised in Eastern Europe (in Lithuania).

УДК 582.734.6

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 2

© **В. С. Симагин**

О ПОЛОЖЕНИИ ЧЕРЕШНИ (*CERASUS AVIUM*) В СИСТЕМЕ РОДА *CERASUS* MILL. (*ROSACEAE*)

V. S. SIMAGIN. ON THE POSITION OF *CERASUS AVIUM* IN THE SYSTEM OF THE GENUS *CERASUS* (*ROSACEAE*)

Рассмотрено положение черешни *Cerasus avium* в современной системе рода *Cerasus*. На основании сравнительного изучения морфологических признаков черешни и других видов рода вишня, сведений об ее известных межвидовых гибридах и собственных исследований по скрещиваемости черешни с другими вишнями предложено перенести черешню из подрода *Cerasus* в подрод *Pseudocerasus*.

Поскольку в составе подрода *Cerasus* остались только тетраплоидные виды, предлагается основным отличительным признаком этого подрода считать гибридное происхождение тетраплоидного генома, в состав которого входят геномы представителей подрода *Pseudocerasus* и рода *Padellus*, согласно классификации А. А. Юшева (1992).

В развитии высказанного предположения предлагается вновь включить в род *Cerasus*, признаваемый Юшевым, род *Padellus* в ранге подрода. Следовательно, род *Cerasus* должен состоять из подродов *Padellus*, *Cerasus* и *Pseudocerasus*, причем небольшой по объему подрод *Cerasus* является естественным связующим звеном, объединяющим 2 других подрода в единый таксон.

На основании этих представлений о структуре рода вишня обсуждаются перспективы гибридизации черешни с представителями подродов *Padellus* и *Pseudocerasus*.

Черешня *Cerasus avium* (L.) Mill. — один из наиболее рано описанных видов вишни, по которым определяется типичный облик представителей этого рода (или подрода рода *Prunus* L. s. l.), и один из широко культивируемых видов. Изучение флористического состава разных регионов мира привело к описанию большого количества других видов вишни и разработке внутриродовой систематики. До последнего времени общепризнанной была система подрода (рода) *Cerasus*, разработанная E. Koehne (1912), согласно которой подрод разделялся на 2 группы: *Typocerasus* Koehne и *Microcerasus* (Roem.) Koehne. Последняя в настоящее время выделена в самостоятельный род (подрод), более близкий по генетическим связям с родами (подродами) *Prunus*, *Armeniaca*, *Persica*, *Louiseania*, чем к роду *Cerasus* (Еремин, 1985).

Группа *Typocerasus* разделена Koehne (1912) на секцию *Crematosepalum*, состоящую из 6 подсекций, и секцию *Pseudocerasus* Koehne, состоящую из 7 подсекций. В публикациях А. А. Юшева (1990, 1992) эта система подверглась критическому пересмотру. Род *Cerasus* Mill., в понимании Юшева, по своему объему соответствует части группы *Typocerasus* Koehne. Сильным изменениям подверглась секция *Crematosepalum.* 3 ее подсекции: *Mahaleb*, *Pseudomahaleb* и *Phyllomahaleb* отнесены Юшевым в самостоятельный род *Padellus* Vass., подсекция *Eucerasus* повышена в ранге и названа подродом *Cerasus*, а подсекции *Phyllocerasus* и *Lobopetalum* перенесены в подрод *Pseudocerasus* в ранге его секций.

Черешня как в системе Koehne, так и в системе Юшева находилась вместе с вишней обыкновенной *Cerasus vulgaris* Mill. и вишней степной *C. fruticosa* Pall. в составе секции *Eucerasus* (подрода *Cerasus* в понимании Юшева). В состав подрода *Cerasus* Юшевым также включен переведенный ранее из рода черемуха *Padus* Mill. вид вишня Маака — *Cerasus maackii* (Rupr.) Erem. et Simag. (Еремин, Симагин, 1986). Из 4 видов, составляющих этот подрод, только черешня является диплоидом, а 3 других — тетраплоиды.

Если рассмотреть морфологический облик этих 4 видов, то очевидно, что *C. avium* имеет заметное сходство по форме и размерам дерева, побегов, листьев, соцветий и цветков с *C. vulgaris*. В настоящее время считается общепринятым, что *C. avium* является одним из родителей *C. vulgaris* (Olden, Nybom, 1968). От других видов этого подрода *C. avium* очень резко отличается по морфологии перечисленных выше частей растения.

В то же время у *C. avium* наблюдается значительное сходство с рядом видов подрода *Pseudocerasus* по морфологии отдельных органов: многие виды имеют крупный цветок, растут в виде крупного дерева, имеют одинаковое с черешней число цветков в соцветии и сходную форму прицветников. Некоторые виды, например *C. canescens* (Boiss.) Erem. et Yushev и *C. pseudocerasus* (Lindl.) G. Don, имеют, подобно черешне, вздутый в основании гипантий. Этот признак не наблюдается среди других видов подрода *Cerasus* и в роде *Padellus*.

Не следует забывать, что дикая черешня, как правило, имеет мелкие (масса — около 1 г) и очень горькие плоды, а крупные очень вкусные плоды культивируемых сортов — это результат направленной селекции в течение нескольких тысячелетий. По большинству морфологических признаков черешня наиболее близка к вишне ложновишневой *Cerasus pseudocerasus*, произрастающей в диком виде в Китае. Этот вид также широко культивируется там как плодовое растение. Весьма вероятно, что прежде это был единый вид, дифференцировавшийся в процессе эволюции.

Интересно также рассмотреть степень генетической близости черешни с другими вишнями. В настоящее время известны многочисленные гибриды *C. avium* с *C. vulgaris*. Многие из них культивируются в южных районах России. *C. avium* также может быть хорошим опылителем для *C. vulgaris* в совместных посадках. Гибридов *C. avium* с остальными видами известно намного меньше. Гибридизация с другими тетраплоидными видами возможна, такие гибриды изредка возникают, но они слабоплодовиты и малоизвестны.

Известны гибриды с видами подрода *Pseudocerasus*. Гибрид Colt (*C. avium* × × *C. pseudocerasus*) используется как клоновый подвой в Западной Европе. Получены также гибриды черешни с *C. canescens*, *C. kurilensis* (Miyabe) Czer., *C. incisa* (Thunb.) Loisel., *C. serrulata* (Lindl.) G. Don. Такие гибриды, как правило, обильно цветут, но плодовитость их умеренная или слабая. Признаки родительских видов наследуются гибридами промежуточно, но обычно преобладают признаки черешни.

В результате многолетних скрещиваний *C. avium* с другими вишнями, проведенных автором в рамках программы совместных исследований с сотрудниками Крымской опытно-селекционной станции ВНИИР им. Вавилова Г. В. Ереминым и С. Г. Батиковым, выявлено, что этот вид может скрещиваться практически со всеми остальными видами рода *Cerasus*, но процент завязывания всегда был низким, некоторые образцы совсем не завязывали плоды. При скрещивании с тетраплоидными видами лучшая завязываемость наблюдалась в комбинациях с участием *C. vulgaris*. В 2 других случаях процент завязывания плодов также был небольшим.

Таким образом, сравнение морфологических особенностей черешни с аналогичными характеристиками других видов вишни, а также сравнение степени ее генетической близости с видами из подродов *Cerasus* и *Pseudocerasus* показывает, что этот вид обладает большим сходством с видами подрода *Pseudocerasus* и, следовательно, должен быть перенесен в его состав.

Перенесение черешни в подрод *Pseudocerasus* приводит к необходимости пересмотреть предложенную Юшевым (1992) систему взаимоотношений родов *Cerasus* и *Padellus*. Основным признаком рода *Padellus*, отличающим его от рода *Cerasus*, Юшев считает наличие у первого коротких щитковидных кистей. Рассмотрение изменчивости этого признака в пределах рода *Cerasus* показывает, что у его представителей встречаются очень разные соцветия по количеству цветков и форме — от 2—3-цветкового сидячего зонтика у нескольких видов до 20—25-цветковой настоящей кисти у *C. maackii*. Укороченные щитковидные кисти часто встречаются у нескольких восточноазиатских видов подрода *Pseudocerasus*, например у *C. serrulata*. Поэтому разделение родов на основе этого признака вряд ли целесообразно.

Вместе с тем заслуживает большого внимания тот факт, что после исключения черешни в подроде *Cerasus* остаются только тетраплоидные виды, сильно различающиеся по морфологическим признакам, в геномный состав которых входят геномы как рода *Padellus*, так и подрода *Pseudocerasus* (Еремин, 1985). Т. е., сходство геномного состава является основным общим свойством видов этого подрода. Следовательно, мы можем считать, что к подроду *Cerasus* рода *Cerasus* Mill. относятся тетраплоидные гибридные виды, в геномный состав которых входят геномы представителей рода *Padellus* Vass. и представителей подрода *Pseudocerasus* рода *Cerasus* Mill. Выделение этих 3 видов в отдельную самостоятельную группу было сделано ранее (Еремин, Юшев, 1986б), но на другой основе и без определения их точного места в системе рода *Cerasus*. В последующих публикациях Юшев (1990, 1992) отказался от этой идеи.

Вместе с тем рассмотрение морфологических признаков видов и имеющихся спонтанных и полученных искусственно гибридов, а также скрещиваемости видов подрода *Cerasus* с видами подрода *Pseudocerasus* и рода *Padellus* показывает, что нет никаких оснований считать, что между видами подродов *Cerasus* и *Pseudocerasus* существует бóльшая морфологическая и генетическая близость, чем между видами подрода *Cerasus* и рода *Padellus*.

Поэтому представляется логически обоснованным либо перевести в ранг рода оба подрода рода *Cerasus*, как уже было сделано с родом *Padellus*, либо объединить всех их в единый род *Cerasus*. Автору представляется предпочтительным именно объединение родов *Cerasus* и *Padellus* в единый род, так как это более точно показывает существующий уровень сходства и различия между этими систематическими группами.

Таким образом, род *Cerasus* Mill. должен состоять из подродов *Padellus* Vass. (pro gen.) *Cerasus* и *Pseudocerasus* (Koehne) Yushev. Подрод *Cerasus* является естественным связующим звеном между подродами *Padellus* и *Pseudocerasus*, объединяющим 2 других подрода в единую систему рода *Cerasus*.

Хотя подрод *Cerasus* в настоящее время очень малочислен, имеются перспективы дальнейшего расширения его состава за счет гибридов, полученных при направленной гибридизации видов подродов *Pseudocerasus* и *Padellus*. Весьма вероятно, что достижение гибридами удовлетворительной плодовитости будет возможно только на тетраплоидном уровне, так как геномы представителей подродов *Padellus* и *Pseudocerasus*, вероятно, гомеологичны. Для этого необходим либо подбор для скрещивания образцов каждого вида, дающих заметное количество нередуцированных гамет, либо удвоение хромосомных наборов возникающих слабоплодовитых диплоидных гибридов. Полученные таким образом тетраплоидные гибриды будут обладать плодовитостью, позволяющей им скрещиваться между собой и стабилизироваться в нескольких поколениях до самостоятельных видов с набором характерных для каждой межвидовой комбинации скрещиваний признаков и свойств, позволяющих им иметь определенный морфотип и ареал. Кроме того, они могут быть использованы в скрещиваниях с *C. vulgaris* и *C. fruticosa*, что позволит расширить ареал выращивания вишни как плодовой культуры.

Из видов подрода *Pseudocerasus* для скрещивания с подродом *Padellus* наибольший интерес представляет именно *C. avium*. В пределах этого вида в результате многовековой селекции созданы образцы с уникальным сочетанием хозяйственно-ценных признаков. Сочетание их с ценными признаками *Cerasus pennsylvanica* (L. f.) Loisel., *C. maximowiczii* (Rupr.) Kom., *C. mahaleb* (L.) Mill. и других видов позволит существенно изменить комплекс признаков получаемых гибридов по сравнению с культивируемыми видами вишни (Еремин, Юшев, 1986а).

Для передачи отдельных признаков черешне как плодовой культуре следует проводить ее скрещивания с другими видами подрода *Pseudocerasus* — источниками желательных признаков — и в дальнейшем вести насыщающие скрещивания гибридов с черешней до достижения ими хорошей плодовитости и необходимого сочетания желательных признаков. Такие скрещивания возможны как на диплоидном, так и на тетраплоидном уровнях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еремин Г. В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М., 1985. 280 с.

Еремин Г. В., Симагин В. С. Исследование систематического положения черемухи Маака — *Padus maackii* (Rupr.) Kom. в связи с ее селекционным использованием // Бюлл. ВИР. 1986. Вып. 166. С. 44—49.

Еремин Г. В., Юшев А. А. К вопросу о систематическом положении вишни Максимовича — *Cerasus maximowiczii* (Rupr.) Kom. и вишни пенсильванской — *Cerasus pennsylvanica* (L. f.) Loisel. и их значение для селекции // Бюлл. ВИР. 1986а. Вып. 166. С. 39—41.

.*Еремин Г. В., Юшев А. А.* Тетраплоидные виды вишни // Тр. прикл. бот. ген. и сел. Л., 1986б. Т. 119. С. 50—54.

Юшев А. А. Новое в систематике рода *Cerasus* Mill. // Тр. прикл. бот. ген. и сел. Л., 1990. Т. 131. С. 56—63.

Юшев А. А. Объем и систематика рода *Cerasus* Mill. и селекционное использование видового потенциала вишен // Тр. прикл. бот. ген. и сел. Л., 1992. Т. 146. С. 16—26.

Olden E. J., Nybom N. On the origin of *Prunus cerasus* L. // Hereditas. 1968. N 59. P. 327—345.

Koehne E. Prunus L. // Plantae Wilsonianae. Cambridge, 1913. Vol. 1. P. 59—75.

Центральный сибирский
ботанический сад
Новосибирск

Получено 8 II 1995

SUMMARY

The position of *Cerasus avium* (L.) Mill. in the modern system of the genus *Cerasus* is considered. It is suggested that this species should be removed from the subgenus *Cerasus* and be included in the subgenus *Pseudocerasus*. A distinguishing character of the subgenus *Cerasus*, which includes the tetraploid species only, is a hybrid nature of its tetraploid genome, consisting of genomes of the member of the subgenus *Pseudocerasus* and the genus *Padellus* Vass. (Юшев, 1990, 1992). The genus *Padellus* should be included in the genus *Cerasus*, sensu Yushev (Юшев). Therefore, the genus *Cerasus* must consists of the subgenera *Padellus*, *Cerasus* and *Pseudocerasus*.

УДК 581.9(470.45)   Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 2

© Е. В. Мавродиев, С. А. Лавров, В. А. Сагалаев

БАЗА ДАННЫХ «ФЛОРА САРЕПТЫ»

E. V. MAVRODIEV, S. A. LAVROV, V. A. SAGALAEV. DATA BASE «FLORA OF SAREPTA»

Создана база данных по конкретной флоре Сарепты (Красноармейский р-н Волгограда и окрестности). В настоящее время база содержит сведения о 1273 видах высших растений. Для каждого из них приводится история литературных указаний для исследуемого района и информация по экологии, частотам встречаемости, жизненной форме, сведения по географическому распространению. Для создания базы использована система управления базами данных Paradox for Windows 4.5.

Специфика работы флориста такова, что использование современной компьютерной техники может в десятки раз повысить производительность труда ученого, при этом предоставляются принципиально новые возможности обработки информации. В связи с этим весьма актуально создание флористических и систематических автоматизированных баз данных (Пименов, Леонов, 1992; Данилов, Красинский, 1994; Лайвиньш, 1994). Нами предпринята попытка организовать в электронную базу данных информацию о конкретной флоре Сарепты (современный Красноармейский р-н Волгограда и окрестности). Выбор объекта исследования не случаен — на территории аридного Юго-Востока Европейской России едва ли можно найти место, исследованное ботаниками прошлого столь подробно. В настоящее время нами создается новый конспект сарептской флоры, который по своей детальности был бы сопоставим с ранее проводимыми исследованиями. Он позволит сравнить между собой прошлое и настоящее флоры окрестностей современного Красноармейска и выявить изменения в ее составе. Работы подобного рода уже имели место (Исаков, Казанская, 1978; Ефимова, 1983; Матвеев, 1983; Плаксина, 1983; Дубина, 1985; Парфенов и др., 1985; Куваев, Шелгунова, 1988а,б, 1989; Голуб, Синякина, 1992; Куваев и др., 1992; Березуцкий, 1993; Хмелев, Березуцкий, 1995).

База данных

В качестве средства для создания базы данных была выбрана система управления базами данных (далее — СУБД) Paradox for Windows 4.5 (Borland Inc). К числу основных достоинств этого программного продукта относится функционирование в среде Windows. Создание базы данных и анализ содержащейся в ней информации значительно облегчен благодаря возможности обмена данными между Paradox for Windows 4.5 и другими приложениями Windows, такими как текстовые редакторы и программы электронных таблиц. База данных Paradox может хранить все виды информации, включая графическую (рисунки, карты, схемы, сканированные изображения). Paradox for Windows 4.5 позволяет создавать рабочую среду, приспособленную для решения специальных задач и привычную для исследователя-флориста (Paradox..., 1993; Тиней, 1995). Программа способна автоматизировать печать гербарных этикеток и флористических списков на основе информации, имеющейся в базе данных. Paradox for Windows предъявляет невысокие требования к аппаратным средствам.

Форма базы данных

База данных организована в виде электронной таблицы, где каждая запись соответствует одному виду растения, а в полях содержится информация об этом виде. Ввод информации в базу осуществлялся с помощью шаблона, имеющего на экране монитора вид несколько увеличенной флористической карточки. При заполнении шаблона автоматически заполнялась одна из записей таблицы. Текстовая информация содержится в полях двух типов — алфавитно-цифровых и мемо. Последние использовались для хранения больших массивов текстовой информации.

Содержание базы данных

В созданной базе накоплены приведенные далее сведения.

1. Современные названия таксонов цветковых растений, как ранее указанных для окрестностей Сарепты самыми разными авторами и коллекторами, так и новых для флоры окрестностей современного Красноармейска. Эти данные содержатся в символьных полях «Латинское название семейства», «Латинское название рода», «Латинское название вида», «Русское название вида», «Является ли вид новым?». К настоящему времени учтено свыше 60 флористических, геоботанических и систематических работ, в той или иной степени касающихся сарептской флоры. В это число входят все специальные и наиболее детальные ее конспекты и геоботанические исследования (Клаус, 1852; Becker, 1858; Тугаринов, 1904; Димо, Келлер, 1907; Фурсаев, 1933), использованы также практически все указания сарептских растений, содержащиеся в известных флористических сводках (Флора юго-востока..., 1927—1936; Флора европейской части СССР, 1974—1994; Флора СССР, 1934—1960). К этому следует добавить и материалы авторов статьи, накопленные в течение полевых сезонов 1982—1995 гг. В составленном списке сарептских растений насчитывается 1273 видовых названия. Выделены сомнительные виды, а также виды, подлежащие исключению из состава флоры Сарепты. Последние легко могут быть отсортированы из общего списка. Для каждого из указываемых видов приведены данные о коллекторе или нескольких коллекторах, собиравших его в окрестностях современного Красноармейска. Если вид упоминается в специальной сводке или статье, то дана подробная ссылка на это издание, отмечены название, под которым он там приведен, и комментарии к нему, данные автором рассматриваемой работы (например, почти для каждого вида приведены описания типичных сарептских местообитаний, сделанные исследователями прошлого, частоты встречаемости в районе сарептской флоры, сведения о распространении в Нижнем Поволжье и т. п.). Эта информация содержится в мемо-поле «История литературных указаний». Можно легко выявить и учесть те виды, новизна которых стоит в зависимости от взглядов систематиков на объемы соответствующих таксонов. Для большинства родовых названий дана этимология (мемо-поле «Этимология родовых названий»). Для каждого вида отмечен его locus classicus и тот источник, на основании которого сделано указание последнего, либо отмечено, что locus classicus неизвестен или недостоверно известен. Эта информация помещена в символьном поле «Locus classicus вида». Предварительно выделены и отмечены редкие виды и виды, подлежащие охране.

2. Для каждого вида указано, найден ли он современными исследователями и если да, то приводится дата находки, или несколько таких дат (алфавитно-цифровое поле «Дата находки»). Отмечено, в каких местообитаниях вид встречается в окрестностях современного Красноармейска сейчас. Современные местообитания подробно описаны в мемо-поле «Сарептское местообитание». Указана также частота встречаемости вида в окрестностях современного Красноармейска в настоящее время.

3. Для каждого вида указана его экология по литературным данным. Сведения об этом содержатся в мемо-поле «Стандартно отмечаемые биотопы». Все виды распределены по соответствующим экологическим группам, которых выделено 16.

4. Для каждого вида очерчены ареалы (мемо-поле «Ареал» и 18 символьных полей, например, «Средиземноморье», «Малая Азия» и пр., названия которых соответствуют основным флористическим районам (или областям), принятым во «Флоре европейской части СССР»). На основании этих сведений все приводимое множество видов можно разбить на географические элементы. В силу известной произвольности тех критериев, по которым, как правило, происходит разбивка на географические элементы разными авторами, мы воздержались от того, чтобы остановить выбор на некоторой конкретной системе географических элементов, но приводим пока лишь данные относительно встречаемости каждого вида в разных частях света. Эта хорологическая сводка, безусловно, может и должна быть в дальнейшем доработана

и детализирована. Кроме того, для каждого вида отмечено, насколько его ареал можно считать мобильным, а насколько ригидным.

5. Жизненные формы указаны по следующей схеме: дерево, кустарник, полукустарник, травянистый поликарпик, травянистый монокарпик (5 одноименных символьных полей).

Возможности базы данных

В настоящее время созданная база содержит 1273 записи и 66 полей и занимает 5.6 Mb. Несмотря на значительный объем, извлечение необходимых данных из базы в системе Paradox осуществляется очень легко, при помощи так называемого «запроса по образцу». Результат выполнения запроса представляется в виде таблицы, содержащей выбранные поля и записи, удовлетворяющие критериям отбора.

Возможность Paradox по извлечению информации из созданной базы данных иллюстрируется далее рядом примеров.

Так, из базы легко можно отсортировать те виды, которые были впервые указаны для окрестностей современного Красноармейска Б. А. Келлером:

Acer platanoides L., *Allium flavescens* Bess., *Hesperis matronalis* L., *Inula hirta* L., *Sedum subulatum* (C. A. Mey.) Boiss., *Senecio grandidentatus Ledeb.*, *Stachys setifera* C. A. Mey., *Stipa tirsa* Stev., *Berberis vulgaris* L., *Sambucus racemosa* L.

За считанные секунды можно ответить на вопросы, требующие длительного времени при классических методах, используемых флористами. Например, на основании данных А. Беккера более чем для 780 таксонов можно узнать, какие из видов и каким образом изменили частоту встречаемости в окрестностях современного Красноармейска за последние 120—140 лет. Для примера приведем список видов, относительно которых достоверно известно, что в прошлом (до 1858 г.) они встречались в окрестностях Сарепты нечасто, а в настоящее время распространены в районе конкретной флоры более или менее широко.

Artemisia absinthium L., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Geum urbanum* L., *Linaria ruthenica* Blonsk., *Myriophyllum sibiricum* L.(?), *Nonea pulla* (L.) DC., *Plantago scabra* Moench, *Populus alba* L., *Senecio jacobaea* L., *Sisymbrium wolgense* Bieb. ex. Fourn., *Sonchus oleraceus* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Tragopogon dubius* Scop., *Typha latifolia* L.

Далее приводится перечень гидрофитов, отмеченных для современных соленых водоемов окрестностей Красноармейска.

Callitriche fimbriata (Schotsman) Tzvel., *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., *Ceratophyllum submersum* L., *Najas major* All., *Ruppia maritima* L., *Zannichellia clausii* Tzvel., *Z. pedunculata* Reichenb., *Z. repens* Boenn.

Можно выяснить и другие сходные вопросы, представляющие научный и практический интерес. Так, оказывается, что в середине прошлого века следующие виды указывались для окрестностей Сарепты Клаусом, Беккером и рядом других коллекторов, но в окрестностях современного Красноармейска пока не зарегистрированы:

Adonis vernalis L., *Aethusa cynapium* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Ajuga chia* Schreb., *Allium inderiense* Fisch. ex Bunge, *A. regelianum* A. Beck., *Althea broussontifolia* Iljin, *Anabasis aphylla* L., *Anchusa ochroleuca* Bieb., *Anthemis arvensis* L., *A. tinctoria* L., *Aquilegia vulgaris* L., *Arabidopsis pumila* (Steph.) N. Busch, *Arabis pendula* L., *Arnebia decumbens* (Vent.) Coss. et Kral., *Artemisia salsoloides* Willd., *Asparagus pallasii* Miscz., *A. verticillatus* L., *Asperula cynanchica* L., *Aster amellus* L., *Astragalus cornutus* Pall., *A. reticulatus* Bieb., *A. macropus* Bunge, *Atriplex cana* C. A. Mey., *A. hortensis* L., *Brassica juncea* (L.) Czern., *B. rapa* L., *Briza maxima* L., *Bromopsis erecta* (Huds.) Four. и др. (всего 159 видов).

С помощью запросов Paradox можно решать и значительно более сложные задачи, например выяснить, какие из степных склоновых облигатных и факультативных кальцефилов — травянистых многолетников, ранее указанных для окрестностей Сарепты и Клаусом, и Беккером, и Келлером, в настоящее время встречаются здесь нечасто. Это следующие виды:

Achillea leptophylla Bieb., *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., *Allium globosum* Bieb. ex Redoute, *Catabrosella humilis* (Bieb.) Tzvel., *Convolvulus lineatus* L., *Crambe aspera* Bieb., *Eriosynaphe longifolia* (Fisch. ex Spreng.) DC., *Galatella divaricata* (Fisch. ex Bieb.) Novopokr., *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss., *Herniaria besseri* Fisch. ex Hornem., *Hieracium virosum* Pall., *Rindera tetraspis* Pall., *Stipa capillata* L., *S. pennata* L., *Trinia hispida* Hoffm., *Viola ambigua* Waldst. et Kit.

Следует отметить, что организация подобных списков, включая создание сложного запроса, его выполнение и помещение полученных данных в текст статьи, во всех случаях занимали не более 2 мин. Вполне естественно, что возможности программы позволяют осуществлять и традиционные формы флористического анализа — таксономический, экологический и так далее.

В настоящее время сформированная база данных продолжает пополняться сведениями о прошлом и современном состоянии сарептской флоры на основании данных гербариев MW, MHA, LE, VOLG, а также личных сборов.

База данных создана на компьютере 386DX-40Mhz\4Mb\210Mb. Операционная система MS-DOS 6.20 + WINDOWS 3.1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация структуры флоры окрестностей поселка Октябрьский Саратовской области за последние сто лет // Вопросы ботаники Нижнего Поволжья. Саратов, 1993. Вып. 7. С. 58—65.

Голуб В. Б., Синякина В. В. Изменения во флоре сосудистых растений г. Большая Богдо // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 98—102.

Данилов М. Н., Красинский В. И. Анализ флоры при помощи ЭВМ (на примере Курайского хребта, Юго-Восточный Алтай) // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 343—352.

Димо Н. А., Келлер Б. А. В области полупустыни. Саратов, 1907. 215 с.

Дубина Д. В. Динамика флори і рослинністі озера Беле (Одеська область) // Укр. бот. журн. 1985. Т. 41. № 1. С. 50—54.

Ефимова Т. П. Динамика антропофильной флоры Удмуртии за последние 30 лет // Материалы III Всесоюзного совещ. по проблемам агрофитоценологии и агробиоценологии. Ижевск, 1983. С. 60—61.

Исаков Ю. А., Казанская Н. С. Некоторые изменения городской структуры Москвы, ее растительности и животного населения за последние 10 лет // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. Матер. совещ. М., 1978. С. 6—13.

Клаус К. Флоры местные приволжских стран. СПб., 1852. 324 с.

Куваев В. Б., Шелгунова М. Л. Динамика сегетальных видов в условиях урбанизированного ландшафта // Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности. Тез. Всесоюзн. совещ. Ижевск, 1988а. С. 136—138.

Куваев В. Б., Шелгунова М. Л. Результат долговременного мониторинга и перспективы сохранения урбанизируемой флоры (на примере конкретной флоры Знаменского) // Актуальные вопросы ботаники. Тез. докл. VIII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата, 1988б. С. 424.

Куваев В. Б., Шелгунова М. Л. Тенденции сдвигов в адвентивной флоре при урбанизации в подзоне широколиственных лесов // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 34—35.

Куваев В. Б., Шелгунова Л. М., Константинова Л. К. Флора окрестностей Знаменского. Опыт долговременного мониторинга и сохранения урбанизированной флоры Подмосковья. М., 1992. 358 с.

Лайвиньш М. Я. Автоматизированные базы флористических и геоботанических данных о растительном покрове Латвии // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 336—342.

Матвеев В. И. Динамика флоры Белого озера за последние 80 лет // Сложение и динамика растительного покрова. Куйбышев, 1983. С. 62—71.

Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск, 1985. 294 с.

Пименов М. Г., Леонов М. В. Компьютерная база данных по номенклатуре родов *Umbelliferae* мира // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 69—77.

Плаксина Т. И. Результаты антропогенного воздействия на видовой состав флоры Жигулевского госзаповедника им. И. И. Спрыгина // Сложение и динамика растительного покрова. Куйбышев, 1983. С. 71—76.

Тиней Д. Программирование в Paradox for Windows на примерах. М., 1995. 732 с.

Тугаринов А. Я. Некоторые данные для ботанической географии Царицынского уезда Саратовской губернии // Приложение к протоколам засед. о-ва естествоисп. при Импер. Казанск. ун-те за 1902—1903. Казань, 1904. Вып. 211. С. 1—28.

Флора европейской части СССР. Л., 1974—1994. Т. 1—8.

Флора СССР. М.—Л., 1934—1960. Т. 1—30.

Флора юго-востока европейской части СССР. Л., 1927—1931. Вып. 1—5; 1936. Вып. 6.

Фурсаев А. Д. Растительность северной части Сарпинских озер // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1933. Т. 10. Вып. 2. С. 60—77.

Хмелев К. Ф., Березуцкий М. А. Тенденции антропогенной трансформации локальных флор южной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. с. 21—31.

Becker A. Verzeichniss der um Sarepta wildwachsenden Pflanzen // Bull. Soc. Natur. Moscou, 1858. Vol. 1. P. 1—85.

Paradox for Windows: Практическое руководство / Под ред. Д. А. Осипищева. М., 1993. Т. 1. 217 с.; Т. 2. 447 с.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
Волгоградский государственный
педагогический университет
им. А. С. Серафимовича

Получено 22 XI 1995

SUMMARY

The data base of local Sarepta (modern Krasnoarmeysk district of Volgograd and neighbouring areas) flora has been constructed. The base now contains data on 1273 species, including historical references of explored area, ecology data, the frequency of records in Sarepta, the life-forms and ranges of geographical distribution. The data base is made in the Paradox for Windows 4.5.

УДК 581.52 : 582.594.2 (470.22)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 2

Т. Ю. Дьячкова, С. Н. Милевская, С. Б. Скороходова

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (*ORCHIDACEAE*) В ЗАПОВЕДНИКЕ «КИВАЧ» (КАРЕЛИЯ)

T. U. DYACHKOVA, S. N. MYLEVSKAYA, S. B. SKOROKHODOVA. DISTRIBUTION AND STATE OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (*ORCHIDACEAE*) COENOPOPULATIONS IN THE NATURE RESERVE «KIVACH» (KARELIA)

Излагаются материалы многолетних наблюдений за состоянием ценопопуляций *Cypripedium calceolus* в заповеднике «Кивач». На основе обобщения архивных и современных данных составлена фитоценотека *C. calceolus*, изучено сезонное развитие растений, дана оценка состояния 3 ценопопуляций из 38 выявленных на территории заповедника. Исследованные ценопопуляции *C. calceolus* отличали по ряду популяционных признаков и морфологическим параметрам отдельных особей. В возрастном спектре отмечено преобладание взрослых вегетативных и генеративных растений. Доля ювенильных и имматурных растений составляет от 10 до 30 %.

Cypripedium calceolus L. — венерин башмачок настоящий из сем. *Orchidaceae* — одно из первых охраняемых растений в мире. В настоящее время вид занесен в Красные книги СССР, РСФСР, Украины, Белоруссии, стран Прибалтики и других стран Европы. Внесен вид также в Красную книгу Международного союза охраны природы. В «Красной книге Карелии» (1995) *C. calceolus* отнесен к категории 4 (J).

На территории Карелии *C. calceolus* встречается спорадически на севере и к югу от оз. Выгозеро; охраняется в заповедниках «Кивач», «Костомукшский», в национальном парке «Паанаярви».

C. calceolus — бореальный евразиатский вид, произрастает в лиственных, смешанных, иногда в хвойных лесах, на облесенных болотах, редко встречается на травяных склонах и пойменных лугах. Короткокорневищный геофит, надземные побеги достигают высоты 25—55 см. Относится к I функциональному типу редких видов, к группе фитоценотических патиентов (Заугольнова и др., 1992), для которых характерны выраженный период старения, низкая или средняя семенная продуктивность и, как правило, правосторонний онтогенетический спектр. Для *C. calceolus* характерен длительный прегенеративный период (до 15—17 лет) и высокая степень стабильности популяций (Кулль, 1988).

Распространение *C. calceolus* на территории Карелии и конкретно заповедника «Кивач» изучено. Следующий этап работы — оценка современного состояния ценопопуляций вида, так как для разработки любых форм охраны необходим анализ данных о стабильности и устойчивости его популяций с целью прогнозирования дальнейшего развития. Такая цель и была поставлена в начале работы. Одновременно мы попытались определить типы основных растительных сообществ с участием *C. calceolus* на территории заповедника. Для этого были использованы и обобщены материалы «Летописи Природы» заповедника, научных отчетов, материалы лесоустройства, карта растительности центральной и юго-восточной частей заповедника (рукопись, составитель Я. Л. Пааль, 1978 г.), а также данные картотеки, где регистрировались находки всех сотрудников заповедника, за что авторы выражают им большую благодарность.

Особенности популяционной биологии и сезонное развитие *C. calceolus* изучались в Московской обл. (Денисова, Вахрамеева, 1978, 1980), Мурманской обл. (Воробьева, 1980; Воробьева, Москвичева, 1987; Блинова, 1995), Белоруссии (Моисеева, Лознухо, 1980; Ставровская, 1984), Сибири (Елагин, 1980; Очиров, Бардонова, 1988), Эстонии (Кулль, 1988; Kull, Kull, 1991; Kull, 1995). В Карелии такая работа проводится впервые.

Исследования начаты в 1994 г. Основные ассоциации, к которым приурочены ценопопуляции *C. calceolus*, выделяли на доминантной основе. Ценопопуляции изучали, руководствуясь методикой наблюдений за ценопопуляциями редких видов (Программа и методика..., 1986). Состояние популяций оценивали по совокупности морфологических признаков (высоте, числу листьев на побеге, числу цветков в соцветии, числу созревших коробочек на одно растение, линейным размерам элементов цветка) и популяционных (численности и возрастной структуре) (Заугольнова и др., 1993). Пробные площадки заложены в разных типах фитоценозов (размер площадки определялся площадью, занимаемой ценопопуляцией *C. calceolus*). Отнесение растений к определенной возрастной группе (ювенильные, имматурные, виргинильные, генеративные, сенильные) проводили по морфологическим признакам надземных побегов (длине и ширине листовых пластинок, числу жилок, числу и форме листьев). Всходы, ведущие подземный образ жизни, не учитывались.

Результаты исследования

На территории заповедника выявлено 38 ценопопуляций *C. calceolus* (рис. 1). Встречаемость *C. calceolus* довольно высокая, вид произрастает во всех типах ландшафтов заповедника (Тихомиров, 1988). Обобщение имеющихся архивных материалов и новых данных по геоботанической характеристике местообитаний *C. calceolus* позволили составить его фитоценотеку. Выделено 10 ассоциаций, к которым приурочены ценопопуляции (табл. 1). Наиболее распространенными являются следующие: Betula pubescens[1] + Picea abies—Vaccinium myrtillus + Myxtoherbo-

---

[1] Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

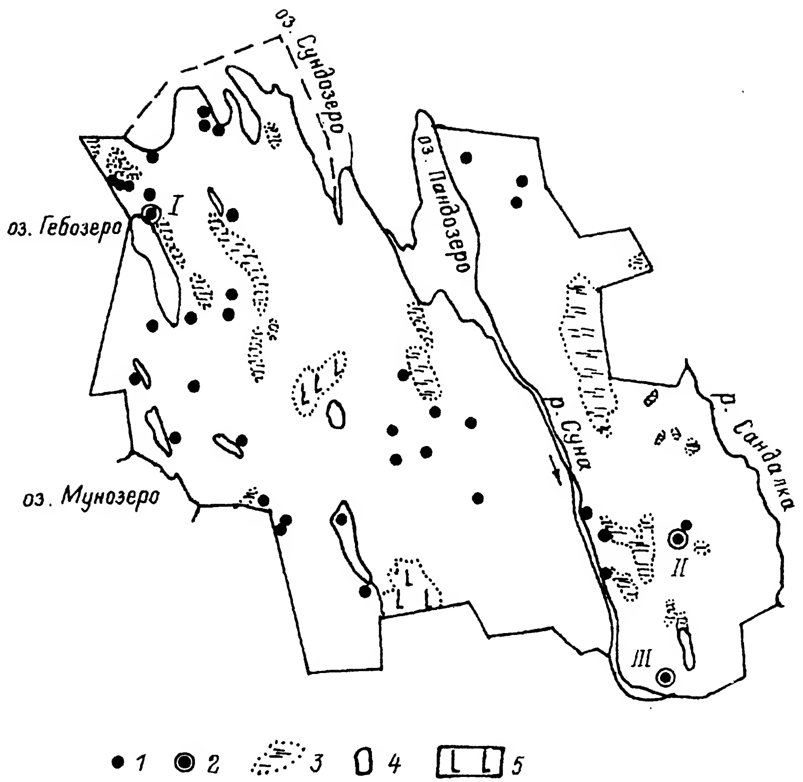


Рис. 1. Местонахождения ценопопуляций *Cypripedium calceolus* на территории заповедника «Кивач».

1 — выявленные ценопопуляции; *2* — исследованные ценопопуляции; *3* — безлесные болотные массивы; *4* — озера и озерки; *5* — облесенные болота.

ТАБЛИЦА 1

Ценокомплекс *Cypripedium calceolus* на территории заповедника «Кивач»

Ассоциации	Число описаний
Picea abies + Betula pubescens—Vaccinium myrtillus—Sphagnum sp. + Hylocomium splendens	3
Picea abies + Betula pubescens—Filipendula ulmaria	6
Picea abies + Betula pubescens—Filipendula ulmaria—Oxalis acetosella—Sphagnum sp. + Hylocomium splendens	7
Betula pubescens + Picea abies—Vaccinium myrtillus + Myxtoherbosa—Hylocomium splendens	8
Betula pubescens + Populus tremula—Myxtoherbosa—Oxalis acetosella—Pleurozium schreberi	4
Betula pubescens + Pinus sylvestris—Graminae + Herbosa	4
Populus tremula + Betula pubescens—Aegopodium podagraria	1
Pinus sylvestris + Betula pubescens—Phragmites australis + Carex sp.—Sphagnum sp.	2
Pinus sylvestris + Betula pubescens—Vaccinium myrtillus—Pleurozium schreberi	2
Pinus sylvestris—Phragmites australis—Sphagnum warnstorfii	1

sa—Hylocomium splendens; Picea abies + Betula pubescens—Filipendula ulmaria—Oxalis acetosella—Sphagnum sp. + Hylocomium splendens; Picea abies + Betula pubescens— Filipendula ulmaria. Редко, но можно встретить *Cypripedium calceolus* на сфагновых болотах (ассоциация Pinus sylvestris—Phragmites australis—Sphagnum warnstorfii).

Геоботаническую характеристику пробных площадей приводим более подробно, далее в тексте при обсуждении результатов исследований будет даваться ссылка на пробные площади (пр. пл.).

Первая пробная площадь (I пр. пл.) заложена в древесно-тростниково-сфагновом ценозе на слабо облесенном болоте Рудное. Микрорельеф участка западинно-кочковатый, 80 % площади занимают кочки и 20 % травяно-гипновые западинки. Сомкнутость крон — 0.1, состав древостоя 4С2Е4Б. В составе древесного яруса *Pinus sylvestris* (максимальная высота 6 / средняя — 4 м), *Betula pubescens* (4/2.5 м) и *Picea abies* (6/3.5 м). На кочках доминируют *Phragmites australis, Vaccinium uliginosum, Oxycoccus palustris, Polygonum bistorta*, в меньшем обилии представлены *Molinia caerulea, Carex dioica* и *C. lasiocarpa*. Практически сплошной моховой покров сформирован *Sphagnum warnstorfii* и *S. angustifolium*. В узких западинах между кочками доминируют *Menyanthes trifoliata, Carex lasiocarpa* и *Drepanocladus intermedius*.

Вторая пробная площадь (II пр. пл.) находится в заболоченном ельнике логового типа. Микрорельеф кочковато-равнинный. Кочки до 30 см высотой занимают 20 %, ровные участки — 80 % площади. Сомкнутость крон — 0.4, состав древостоя 8Е2Б. Максимальная высота ели — 20 м, березы — 15 м. В подлеске в небольшом обилии встречаются *Sorbus aucuparia, Alnus incana, Ribes nigrum, Rosa acicularis*. Ценозы кочек представлены кустарничками *Vaccinium vitis-idaeus* и *V. myrtillus* и сфагновыми мхами *Sphagnum warnstorfii* и *S. magellanicum*. В растительном покрове ровных участков доминируют *Filipendula ulmaria, Equisetum fluviatile*, местами *Cypripedium calceolus*. Не так значительно представлены *Gymnocarpium dryopteris, Rubus saxatilis, Crepis paludosa*. Моховой покров в основном образует *Sphagnum warnstorfii*, небольшими куртинками встречаются *Mnium pseudapunctatum, Rhytidiadelphus triquetris, Ptilium crista-castrensis*.

Третья пробная площадь (III пр. пл.) заложена в полидоминантном разнотравном фитоценозе. Микрорельеф равнинный. Древесный ярус образуют *Pinus sylvestris, Betula pubescens, Picea abies, Populus tremula*; состав древостоя 3С2Е3Б2Ос. Максимальная высота сосны — до 27 м, березы — 22 м, ели — 20 м, осины — 28 м. Довольно обильно представлен подлесок из *Alnus incana, Sorbus aucuparia, Rubus idaeus, Rosa acicularis*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Geranium sylvaticum, Convallaria majalis*; очень обилен *Cypripedium calceolus*. Значительно, но неравномерно, в сложении яруса участвуют *Calamagrosris arundinacea, Fragaria vesca, Pyrola rotundifolia, Maianthemum bifolium*. Из мхов очень небольшими пятнами (на всей пробной площади не более 5 %) около стволов деревьев встречаются *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Pleurozium schreberi*.

Специальные детальные фенологические наблюдения в ценопопуляциях не проводили. Для характеристики сезонного развития *Cypripedium calceolus* обобщены материалы многолетних фенологических маршрутов через данные пробные площади.

Вегетация *C. calceolus* в заповеднике начинается во второй декаде мая. В конце мая—начале июня в ценопопуляциях начинают появляться первые бутоны, сама фаза бутонизации длится 10—12 дней. По многолетним данным среднее время зацветания на II пр. пл. — 13 июня, на III пр. пл. — 9 июня. Самое раннее зацветание наблюдалось 6 июня и 29 мая соответственно, самое позднее — 19 и 15 июня. Массовое цветение отмечается в среднем через 4 дня после зацветания первых растений; продолжительность цветения ценопопуляции в разных местообитаниях составляет от 14 до 17 дней. Молодые растения заканчивают вегетацию в третьей декаде августа, плодоносящие вегетируют до октября. В целом период вегетации у *C. calceolus* длится 100—105 дней.

В более северных районах, в Кандалакшском заповеднике, даты наступления

ТАБЛИЦА 2

Морфологические показатели генеративных побегов *Cypripedium calceolus* на разных пробных площадях

Показатели	Пробные площади		
	I	II	III
Высота генеративных побегов, см	24.5±2.3	38.5±2.1	40.3±1.9
Число листьев на одном побеге, шт.	4.8±0.1	4.0±0.1	3.9±0.1
Длина второго листа, см	11.6±0.8	14.8±0.9	15.1±0.6
Ширина второго листа, см	5.4±0.2	7.2±0.1	8.3±0.2
Длина губы, см	2.7±0.1	3.1±0.1	3.0±0.1
Ширина губы, см	1.5±0.1	1.6±0.1	2.2±0.1

основных фенофаз в разные годы запаздывают по сравнению с Карелией примерно на 10—16 дней (Воробьева, Москвичева, 1987). В Московской обл. вегетация *C. calceolus* начинается раньше на 8—10 дней, соответственно раньше наступают цветение и плодоношение (Денисова, Вахрамеева, 1978). В Красноярском крае период вегетации и продолжительность цветения значительно меньше (Елагин, 1980).

На I пр. пл. ценопопуляция *C. calceolus* представлена 5 отдельными клонами, находящимися друг от друга на расстоянии 0.5—1.5 м. Число побегов в клонах от 4 до 22. Общая численность ценопопуляции составляет 43 побега. Жизненный уровень невысокий. Средняя высота цветущих растений составляет 24.5 см. На одном побеге развивается 4—5 некрупных листа, длина второго листа в среднем не превышает 12 см, ширина — 5.4 см (табл. 2). Возрастной спектр неполночленный, ценопопуляция представлена только взрослыми растениями, ювенильных и имматурных растений не обнаружено.

Численность ценопопуляции на II пр. пл. — 152 побега. В клонах число побегов варьирует в пределах от 6 до 35. Побеги довольно мощные, средняя высота генеративных побегов — 38.5 см. Большинство побегов несут 4 листа, средняя длина второго листа — 14.8, ширина — 7.2 см (табл. 2). В данной ценопопуляции *C. calceolus* велика доля взрослых растений — 90 %, но в отличие от I пр. пл. в ценопопуляции есть молодые растения, их доля — 10 % (рис. 2).

Ценопопуляция на III пр. пл. отличается наибольшей численностью — 197 побегов. В клонах плотность побегов составляет от 25 до 65. По сравнению с двумя другими, в данной ценопопуляции молодые растения в возрастном спектре составляют третью часть. Генеративных побегов 24 %, взрослых вегетативных — 47 % (рис. 2). Морфологические показатели генеративных растений незначительно отличаются от растущих на II пр. пл. (табл. 2).

Сопоставление морфологических полигонов *C. calceolus* в разных экотопах наглядно демонстрирует вышесказанное (рис. 3). Практически по всем морфологическим признакам

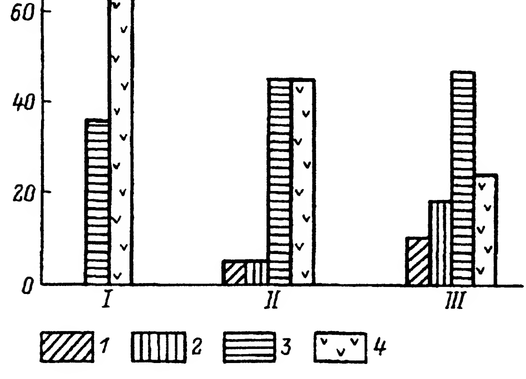


Рис. 2. Возрастные спектры *Cypripedium calceolus*.

I—III — пробные площади. *1—4* — возрастные группы растений: *1* — ювенильные; *2* — имматурные; *3* — виргинильные; *4* — генеративные. По вертикальной оси — количество особей, %.

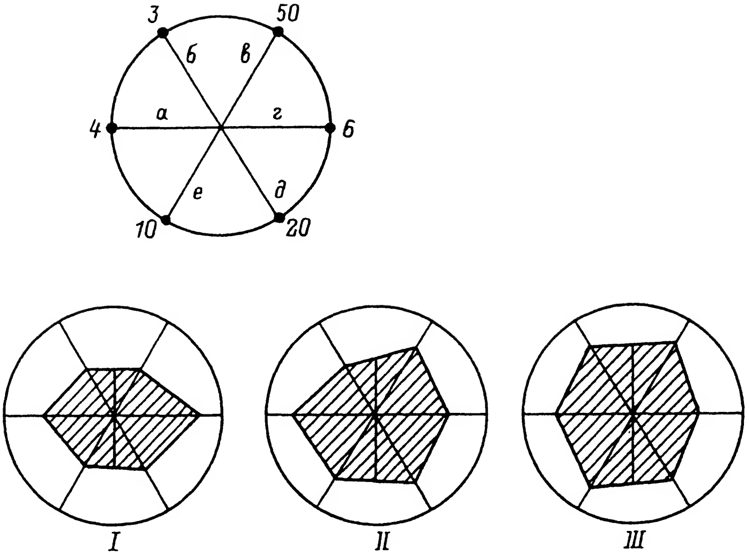


Рис. 3. Морфологические полигоны *Cypripedium calceolus*.

I—III — пробные площади. На масштабных осях: *а* — длина губы, см; *б* — ширина губы, см; *в* — высота генеративного побега, см; *г* — число листьев, шт., *д* — длина второго листа, см; *е* — ширина второго листа, см.

отличается ценопопуляция на слабо облесенном болоте. Цветущие растения характеризуются небольшой высотой и недлинными узкими листьями.

Заключение

В заповеднике «Кивач» *C. calceolus* встречается практически во всех природных ландшафтах в составе 10 типов растительных ассоциаций. Выявлено 38 ценопопуляций, отличающихся по численности, возрастной структуре и морфологическим признакам составляющих их особей. Многолетние наблюдения за сезонным развитием растений позволили определить средние и крайние даты основных фенофаз и их продолжительность. По сравнению с данными для других областей распространения вида (Мурманская, Московская области, Прибалтика, Сибирь) сезонное развитие *C. calceolus* на территории Карелии имеет свои особенности. Отличаются сроки наступления и продолжительность основных фенофаз.

Исследованные в разных фитоценозах ценопопуляции *C. calceolus* имеют некоторые отличия в возрастной структуре. Общая характерная особенность возрастных спектров — преобладание виргинильных и генеративных растений, доля ювенильных и имматурных растений составляет 10—30 %. Семенная продуктивность низкая, семена в коробочках созревают не более чем у 10 % цветущих растений. Растения, перешедшие в генеративное состояние, характеризуются средним или высоким уровнем жизненности. У двух ценопопуляций хорошо выражена способность к самоподдержанию в основном вегетативным путем. Исходя из проведенного анализа, состояние ценопопуляций на II и III пр. пл. в настоящее время можно оценить как довольно стабильное и на ближайшее будущее прогнозировать их устойчивость. Для прогнозов развития ценопопуляции на I пр. пл. необходимы повторные исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блинова И. В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Воробьева Е. Г. Влияние температуры воздуха на сезонное развитие популяций венериного башмачка и родиолы розовой в Кандалакшском государственном заповеднике // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. М., 1980. С. 41—42.

Воробьева Е. Г., Москвичева Л. А. Материалы по биологии Венерина башмачка *Cypripedium calceolus* L. в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 137—145.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род Башмачок (Венерин башмачок) — *Cypripedium* L. // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 62—70.

Денисова Л. Г., Вахрамеева М. Г. Состояние популяций некоторых декоративных орхидных на территориях различного хозяйственного использования // Охрана редких растений и фитоценозов. М., 1980. С. 49—53.

Елагин И. Н. Фенология исчезающих видов рода *Cypripedium* // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. М., 1980. С. 23—24.

Заугольнова Л. Б., Никитина С. В., Денисова Л. В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 80—91.

Заугольнова Л. Б., Денисова Л. В., Никитина С. В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С.100—108.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Кулль Т. В. Количественные закономерности динамики популяций башмачка настоящего (*Cypripedium calceolus* L.) // Экология популяций. (Тез. докл. всесоюзн. совещ. АН СССР). М., 1988. Ч. 1.

Моисеева А. Б., Лознухо И. В. Ритмы роста и развития некоторых редких видов флоры Белоруссии // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. М., 1980. С. 61—62.

Очиров А., Бардонова Л. К. Структура ценопопуляций трех видов башмачков в Забайкалье // Экология популяций (Тез. докл. всесоюзн. совещ. АН СССР). М., 1988. Ч. 1. С. 264—268.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.

Ставровская Л. А. Экологические характеристики *Cypripedium calceolus* в Березинском национальном парке // Национальные парки Белоруссии. Минск, 1984. С. 32—40.

Тихомиров А. А. Растительность и флора заповедника «Кивач» // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1988. С. 62—95.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. С. 510.

Kull T. Flowering and fruit set in Estonian populations of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) // Consortium Masingii. Tartu, 1995. P. 96—105.

Kull T., Kull K. Preliminary results from a study of populations of *Cypripedium calceolus* in Estonia // Population ecology of terrestrial orchids. Hague, 1991. P. 69—76.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск
Государственный заповедник «Кивач»
Кондопога

Получено 30 IV 1996

SUMMARY

The materials of the long-term records on the state of *Cypripedium calceolus* populations in the Kivach Nature Reserve are presented. On the basis of archived materials and the new data obtained, the list of phytocoenoses with *C. calceolus* was compiled. The seasonal development of *C. calceolus* plants was studied. There were 38 coenopopulations found on the territory of the Reserve, 3 of them being comprehensively assessed. The coenopopulations investigated differed in both the number of populational characters and some morphological parameters of individual plants. Within the age spectrum of plants adult vegetative and generative individuals were dominated, a proportion of juvenile plants of *C. calceolus* varied from 10 to 30 %.

УДК 581.524.34 (-922.1/.2)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 2

© Н. И. Андреяшкина, Н. В. Пешкова

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЕАКЦИИ ОСНОВНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ПОДЗОНЫ ТИПИЧНЫХ ТУНДР (ПОЛУОСТРОВ ЯМАЛ) НА ТРАНСПОРТНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

N. I. ANDREYASHKINA, N. V. PESHKOVA. A COMPARATIVE ANALYSIS OF RESPONSES OF MAIN PHYTOCOENOSES OF THE TYPICAL TUNDRA SUBZONE (THE YAMAL PENINSULA) ON TRANSPORTATION IMPACT

Проведен эксперимент по определению предельно допустимых транспортных нагрузок на фитоценозы с разной структурно-функциональной организацией. Из-за простоты структуры и малого уровня продуктивности предельно допустимые нагрузки невелики и близки для всех исследованных сообществ, что позволяет говорить о низкой устойчивости почвенно-растительного покрова типичной тундры.

Использование тяжелого гусеничного транспорта в связи с освоением природных ресурсов Крайнего Севера привело к серьезным нарушениям всех природных комплексов, поэтому важна и своевременна постановка проблемы устойчивости почвенно-растительного покрова в разных регионах.

Существует подход к оценке предельно допустимой нагрузки на фитоценоз, основанный на измерении так называемого α-разнообразия и его изменений. Установлено (Whittaker, Woodwell, 1973; цит. по: Миркин, 1984), что сообщество способно восстановить свою структуру после прекращения воздействия повреждающего фактора только в том случае, если сохранилось не менее 50 % исходного видового состава. В тундре, где высокое видовое разнообразие мохообразных и сравнительно низкое — цветковых растений, придержки должны быть другими, так как здесь связь между составом и структурой отражается на функциональных характеристиках сообществ особенно сильно.

Признавая справедливость взгляда на уровень первичной продуктивности как на результирующую функциональную характеристику любого ценоза (Программа и методика..., 1966) и разделяя точку зрения на фитоценоз как на систему взаимодействий между растениями (Норин, 1979), мы уделяли особое внимание оценкам биомассы и связей между ее компонентами.

Материал и методика

Нами проведено экспериментальное исследование влияния транспорта на растительные сообщества южной части Бованенковского газоконденсатного месторождения. Для этого был заложен профиль, охватывающий типичные для территории фитоценозы — звенья экологического ряда на градиенте влажности.

Рассмотрим состав и структуру исследуемых сообществ в порядке их расположения на данном градиенте, т. е. от менее увлажненных экотопов к переувлажненным.

Кустарничково-лишайниково-моховая с ерником тундра занимает верхние выпуклые части северного склона холма (супесчаные отложения). Нанобугорковатый рельеф образует мозаику бугорков 30—50 в диам. и 5—20 см выс. (пятна голого грунта составляют 5—10 % поверхности участка). Под растительной дерниной — тундровая оподзоленная иллювиально-железистая почва. Глубина оттаивания грунта — до 90 см. Высота цветковых растений не превышает 5—15 см. Кустарниковый ярус почти не выражен: *Betula nana* L. (названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981) растет куртинками, встречаясь между бугорками. Кустарнички прижаты к поверхности лишайниково-моховой дернины. Доминирует *Vaccinium minus* Lodd., изредка встречается *Salix nummularia* Anderss. Среди немногочисленных травянистых растений наиболее обильны: *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaerth., *Hierochloë* alpina (Sw.) Roem. et Schult., *Carex arctisibirica* Jurtz. Лишайниково-моховой покров (мощность до 10 см) плотный. Из мхов доминируют *Polytrichum* *juniperinum* Hedw., *P. norvegicum* Hedw., *Dicranum elongatum* Schleich. pr. p., *D. congestum* Brid. и печеночники. Среди лишайников, покрытие которых достигает 20—30 %, преобладают: *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain., *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. nivalis* (L.) Ach., *Alectoria nigricans* (Retz) Nyl., *A. ochroleuca* (Hoffm.) Ach., *Dactylina arctica* (Rich.) Nyl.

Травяно-моховая с ивой тундра расположена ниже по склону и занимает выположенную и слегка вогнутую поверхность. Подстилающий минеральный горизонт представлен в основном суглинками (супеси встречаются небольшими языками). Бугорковатость рельефа (бугорки до 1 м в диам. и 5—10 см выс.) выражена не всегда. Почва тундровая торфянисто-глеевая (глубина оттаивания 60—70 см). Кустарниковый ярус высотой 30—40 см разрежен (сомкнутость до 30 %). Ивы (*Salix glauca* L., *S. phylicifolia* L.) растут куртинами. Значительно покрытие травянистых растений (не менее 50 %), среди которых наиболее обильны *Carex concolor* R. Br. (*C. stans* Drej.), *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith, *Eriophorum polystachyon* L., реже встречаются *Rubus chamaemorus* L., *Pyrola grandiflora* Radius. Сплошной, но рыхлый моховой покров мощностью 2—3 см представлен видами родов *Aulacomnium, Mnium, Drepanocladus, Dicranum, Bryum* и печеночниками. Местами между бугорками выражены сфагновые мочажины (почва болотно-тундровая торфянисто-глеевая). Лишайники малочисленны и не обильны.

Ивняк разнотравно-хвощово-моховой (или заросли кустарников) приурочен к нижней части склона водораздела. Нанорельеф и подстилающие грунты те же, что на предыдущем участке. Почва тундровая торфяно-глеевая. Здесь четко выражен кустарниковый ярус (*Salix glauca, S. phylicifolia*), который достигает высоты 0.8—1 м и имеет сомкнутость 70—80 %. Травяной покров разрежен, в нем преобладают *Equisetum arvense* L., *Nardosmia frigida* (L.) Hook., *Rubus chamaemorus, Polygonum viviparum* L., *Carex concolor*. В сложении мохового покрова (мощность до 3 см, покрытие 60—70 %) главную роль играют *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., *Dicranum* sp., *Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst., *Mnium punctatum* Hedw. Встречаются сфагновые мочажины (*Sphagnum squarrosum* Pers.).

Пушицево-злаковая луговина занимает выположенную ложбину стока между двумя водораздельными холмами. Почва здесь дерново-глеевая, глубина оттаивания грунта 0.7—1 м. На участке встречаются только травянистые растения (покрытие до 50 %): *Carex concolor, Eriophorum polystachion, E. scheuchzeri* Hoppe, *Dupontia fischeri* R. Br., *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. и *Equisetum arvense.*

Осоково-сфагновое закустаренное болото расположено на слабо дренированном участке приозерной поймы, где почва болотная торфяно-глеевая, мощность торфа 30—40 см, а глубина оттаивания 50. Кустарники (*Salix glauca*) высотой 5—30 см распределены по участку неравномерно (полосами, пятнами). Разреженный травяной покров (высота 5—20 см, покрытие до 20 %) представлен *Carex concolor, C. rariflora, Eriophorum medium* Anderss., *Dupontia fischeri, Comarum palustre* L. Моховая дернина образована в основном *Sphagnum squarrosum.*

В каждом из описанных выше фитоценозов были выделены учетные площади 50 × 50 м, в пределах которых проводили все виды работ. Нагрузки (число проходов по одному следу) моделировали в первой декаде августа 1988 г. с помощью болотохода ГТТ с шириной колеи 60 см и удельным давлением на грунт 0.23 кг/см^2. Нагрузки составили 3, 5, 10 проходов, что адекватно 0.69, 1.15, 2.30 кг/см^2. Учет фитомассы провели на следующий год — в первой половине августа 1989 г. Разделение фитомассы на надземную и подземную приняли по границе зеленой и бурой частей мхов (тундры, болото) или по поверхности почвы (луговина). Надземную биомассу на каждом из участков определяли по 16 учетным площадкам размером 25 × 25 см (кроме того, для кустарников — 50 × 50 см), расположенным в систематическом порядке. Статистическая ошибка определения биомассы доминирующих видов не превысила 20 %. Для учета подземной биомассы в каждом сообществе взяли по 4—6 почвенных монолитов размером 25 × 25 × 25–30 см; при такой повторности, естественно, получена лишь приблизительная оценка запасов. В качестве показателей тесноты связи между запасами биомассы отдельных компонентов (учетная площадка 25 × 25 см) использовали коэффициент корреляции *r* и корреляционное отношение η (полный корреляционный анализ выполнен на ЭВМ СМ-3).

Результаты и их обсуждение

Почвенные и климатические условия исследуемого района обусловили низкий уровень продуктивности (табл. 1). Общий запас биомассы находится в пределах 800—1600 г/м^2, запас надземной биомассы не выше 150—500 г/м^2. Подземная биомасса превышает надземные запасы в 2—7 раз, но на осоково-сфагновом болоте соотношение близко к 1 : 1. На водораздельном склоне наибольшее количество отмерших частей растений сосредоточено на верхнем участке, поэтому общий запас фитомассы уменьшается от кустарничково-лишайниково-моховой с ерником тундры (5116 г/м^2) к травяно-моховой с ивой тундре (3935 г/м^2) и ивняку разнотравно-хвощово-моховому (2900 г/м^2). В этом же направлении уменьшается биомасса мхов, но увеличивается биомасса цветковых растений. Наибольший запас биомассы мхов сосредоточен на осоково-сфагновом болоте.

Степень нарушения почвенно-растительного покрова при одной и той же нагрузке транспорта была неодинаковой на разных участках профиля. Единичные проходы болотохода оставили четкий след на осоково-сфагновом болоте. В зарослях кустарников (в отличие от травяно-моховой с ивой тундры и пушицево-злаковой луговины) при 3 проходах болотохода (0.69 кг/см^2) след был нечетким, что вначале позволило допустить наличие относительно высокой устойчивости покрова. Но уже при 5 проходах болотохода (1.15 кг/см^2) в этих трех сообществах по всей колее произошел разрыв растительной дернины (глубина колеи 10—20 см), а при 10 проходах (2.30 кг/см^2) колея достигла глубины 30 см, при этом оголился глеевый горизонт почвы. На водораздельных участках сильно обломались побеги ивы, местами тяжелый суглинок наплыл на поверхность колеи и грунт стал зыбким. В кустарничково-лишайниково-моховой с ерником тундре только при 10 проходах образовалась колея глубиной 10—20 см, на боковой поверхности которой оголились торфянистый и супесчаный горизонты.

ТАБЛИЦА 1

Структура биомассы сообществ, г возд.-сух. массы/м^2

Компоненты биомассы	Сообщества				
	кустарничково-лишайниково-моховая с ерником тундра	травяно-моховая с ивой тундра	ивняк разнотравно-хвощово-моховой	пушицево-злаковая луговина	осоково-сфагновое болото
Цветковые	182±26	216±19	463±60	154±11	69±10
В том числе:					
кустарники	155±24	178±16	445±47	0	Не опр.
кустарнички	18±6	0	0	0	0
травянистые	9±1	38±4	18±4	154±11	44±6
Хвощи	0	0	12±2	3±1	0
Мхи	214±25	92±12	40±8	0	321±37
Лишайники	42±4	0	0	0	0
Запас биомассы:					
надземной	438±28	308±30	515±77	157±11	390±34
подземной*	558	1070	899	1413	408

Примечание. * — приблизительные данные.

ТАБЛИЦА 2

Корреляционные связи между запасами надземной биомассы основных компонентов болотного сообщества

Компоненты	Контроль		Нагрузка (3 прохода)	
	r	η	*r*	η
Травянистые и мхи	−0.615	0.750	Недост.	0.527
Осоки и мхи	−0.603	0.670	Недост.	0.582
Разнотравье и мхи	Недост.	0.618	0.596	0.688
Пушицы и разнотравье	−0.566	0.602	Недост.	0.654

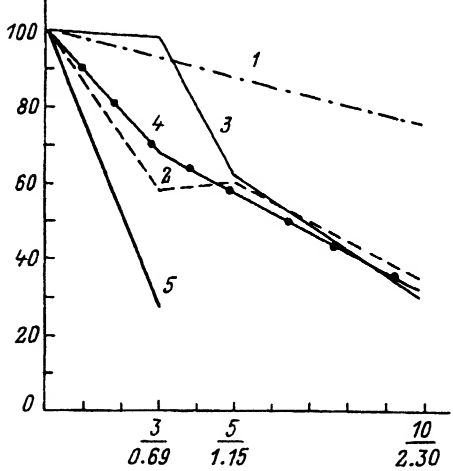
Реакция почвенно-растительного покрова на транспортные воздействия четко проявилась в изменении структурно-функциональной характеристики сообществ. Как показано на рисунке, в кустарничково-лишайниково-моховой с ерником тундре при 10 проходах болотохода запас надземной биомассы снизился на 25 % (за счет кустарников, кустарничков и мхов). При этом сохранилась биомасса осок, а биомасса злаков увеличилась вдвое. Подеции лишайников были поломаны и вдавлены в моховую дернину, но с учетом отломанных кусочков масса лишайников в опыте соответствовала контрольному уровню. Остался без изменений также запас подземной биомассы.

На ненарушенном участке были выявлены следующие отрицательные связи (достоверно при $p<0.05$): между общим запасом биомассы цветковых растений и биомассой мхов ($r = -0.561$); между надземной биомассой кустарников и биомассой мхов ($r = -0.565$); между запасами надземной биомассы осок и злаков ($r = -0.542$). Положительные связи проявились между запасами надземной биомассы кустарников и злаков ($r = 0.635$). Положительно реагировали на присутствие лишайников кустарнички, травянистые виды (соответственно $r = 0.681$ и $r = 0.545$) и цветковые растения в целом ($r = 0.526$). При 10 проходах болотохода все положительные связи были нарушены, но остались отрицательные. Это позволило допустить, что при данной нагрузке сохранился характер взаимоотношений (конкуренция) как между доминантами (кустарники и мхи), так и между малообильными, но ценотически важными видами (осоки и злаки).

Самое резкое снижение уровня продуктивности произошло на осоково-сфагновом болоте: уже при 3 проходах болотохода запас надземной биомассы относительно контроля уменьшился на 73 % (у мхов в 5 раз, у травянистых растений изменился незначительно). Между запасами биомассы отдельных компонентов был нарушен характер связей, но сами связи (достоверно при $p<0.05$) сохранились (табл. 2).

В травяно-моховой с ивой тундре при транспортных воздействиях был поврежден прежде всего моховой покров. Уже при 3—5 проходах болотохода запас биомассы мхов относительно контроля снизился на 74 % (у кустарников — на 38). В то же время биомасса травянистых растений (благодаря компенсаторному разрастанию *Carex concolor*) осталась без изменений. Нагрузка в 10 проходов уменьшила только биомассу кустарников (на 72 % от уровня контроля), причем побеги текущего года практически отсутствовали.

В данном фитоценозе на ненарушенном участке выявлена единственная достоверная связь: между биомассой *Carex concolor* и биомассой мхов ($r = 0.509$, $\eta = 0.515$ при $p<0.05$). Однако уже при нагрузке 3—5 проходов нарушилась прямолинейность этой связи ($\eta = 0.556$, достоверно при $p<0.05$) и проявилась новая связь: между запасами биомассы *Carex concolor* и *C. rariflora* ($r = -0.516$, $\eta = 0.529$ при $p<0.05$). При нагрузке в 10 проходов обе пары связей сохранились. Следовательно, заметные нарушения в структурно-функциональной характеристике сообщества произошли при 3—5 проходах болотохода, т. е. при нагрузке 0.69—1.15 кг/см^2.



Изменение надземной биомассы растений в результате транспортных воздействий.

1 — кустарничково-лищайниково-моховая с ерником тундра; *2* — травяно-моховая с ивой тундра; *3* — ивняк разнотравно-хвощово-моховой; *4* — пушицево-злаковая луговина; *5* — осоково-сфагновое болото. По оси абсцисс — нагрузка (над чертой — число проходов болотохода, под чертой — соответствующее удельное давление, кг/см^2); по оси ординат — относительная биомасса, % от контроля.

В ивняке разнотравно-хвощово-моховом основные нарушения приходились на кустарниковый ярус. Запас биомассы ив при 5 проходах снизился на 40 %, при 10 проходах — на 70 (причем прирост текущего года был представлен только порослевыми побегами). Практически без изменений осталась продуктивность хвоща полевого. Местами небольшими пятнами разрослись редко встречающиеся на контроле *Carex concolor* и *Eriophorum polystachion.*

Достоверная связь между запасами надземной биомассы цветковых растений и хвоща ($\eta = 0.595$ при $p<0.05$), в том числе кустарников и хвоща ($\eta = 0.577$), исчезла при 5 проходах. При нагрузке в 10 проходов проявилась положительная связь между запасами биомассы разнотравья и хвоща ($r = 0.627$, достоверно при $p<0.01$; $\eta = 0.673$ при $p<0.05$). Следовательно, как и в предыдущем сообществе, структурно-функциональная характеристика нарушена при 5 проходах, т. е. заросли кустарников более устойчивы по сравнению с другими ценозами только в пределах нагрузки в 3 прохода болотохода (0.69 кг/см^2). Кустарниковые заросли образованы теми же видами ив (*Salix glauca, S. phylicifolia*), которые (при вдвое меньшей сомкнутости яруса) входят в состав травяно-мохового с ивой тундрового сообщества. На рисунке наглядно отражено влияние степени развитости кустарникового яруса на устойчивость растительного покрова в пределах 3 проходов болотохода. Однако нагрузка в 5 проходов (1.15 кг/см^2) нивелирует различия, и на дальнейшее увеличение ее (10 проходов) эти сообщества реагируют одинаковым относительным снижением величины надземной биомассы.

Устойчивость пушицево-злаковой луговины в значительной степени зависела от слабо выраженного дернового горизонта почвы. Достоверная связь ($\eta = 0.571$ при $p<0.05$) между запасами биомассы доминирующих злаков *Dupontia fisheri* и *Poa alpigena* нарушилась при 3 проходах, при этом проявилась отрицательная связь между двумя доминирующими группами — злаками и пушицами ($r = -0.550$ при $p<0.05$; $\eta = 0.709$ при $p<0.01$). При 10 проходах связи вообще отсутствовали. Итак, фитоценозы с разной структурой и, следовательно, разным характером взаимоотношений между компонентами неодинаково реагируют на транспортные воздействия.

Одним из важнейших механизмов, регулирующих продуктивность и устойчивость растительного покрова, как известно, являются конкурентные взаимоотношения (Уиттекер, 1980; Работнов, 1983), которые возникают в случае достаточно высокой сближенности растений (Сукачев, 1934). Полученные нами материалы позволяют допустить наличие конкурентных взаимоотношений в кустарничково-лишайниково-моховой с ерником тундре и на осоково-сфагновом болоте, т. е. на противоположных концах градиента влажности. Именно эти участки характеризуются наибольшими запасами биомассы мхов независимо от различий их видового состава и экологии. В зарослях кустарников, травяно-моховой с ивой тундре и на пушицево-злаковой луговине выявлено всего по одной или две корреляционных связи, что говорит об упрощении функциональной организации (Василевич, 1983). Конкурентные взаимоотношения между растениями на этих участках проявились только при техногенных нарушениях. Запасы биомассы здесь приблизительно одинаковы и заметно выше, чем в предыдущих сообществах (табл. 1).

Сравнение первой (концы градиента) и второй (середина градиента влажности) групп сообществ показывает, что конкурентные отношения связаны с положением участка на градиенте больше, чем с составом сообщества. На середине градиента влажности накапливается более значительный запас биомассы при отсутствии конкуренции за пространство и ресурсы, а конкурентные отношения возникают лишь при таком нарушении экотопа, которое снижает его емкость.

Выводы

1. Если предельно допустимые нагрузки на фитоценоз определяются по сохранению им способности возвращаться в исходное состояние, то для тундры, по нашим и другим оценкам, этот показатель составляет 2—4 (в сухих экотопах — до 10) прохода гусеничного транспорта.

2. От положения сообщества на градиенте влажности зависит не только реакция этого сообщества на повреждения, но и соотношение между собственно устойчивостью и способностью к восстановлению. На «сухом» конце градиента (кустарничково-лишайниково-моховая с ерником тундра) ведущая роль принадлежит устойчивости, на «сыром» (болота) — ускоренным типам восстановления. Сообщества разного состава, приуроченные к средней части градиента влажности, по соотношению устойчивости—способности к восстановлению занимают в проанализированном ряду также среднее положение.

3. Серьезно говорить об устойчивости растительного покрова Субарктики к транспортным воздействиям не представляется возможным. Оправданной будет постановка вопроса о восстановительном потенциале покрова, причем это понятие относится не только к растительности (как обычно считают), а в целом к почвенно-растительному покрову нарушенных участков.

4. Наиболее устойчивые компоненты (осоки, злаки) из-за их малой значимости в тундровом ценозе не способны предотвратить эрозию и солифлюкцию на оголившихся грунтах. Это позволяет сказать, что покров кустарничково-лишайниково-моховой с ерником тундры характеризуется невысокой восстановительной способностью и после сильных нарушений будет замещен производными сообществами.

5. Виды растений с регенерационными возможностями, заложенными в их биоморфологии (множество спящих почек и быстрый рост побегов у ив; длинные подземные побеги с почками возобновления у пушиц, некоторых видов злаков и осок), сконцентрированы в переувлажненных экотопах и формируют сообщества с явными чертами интразональности. Распространяясь на нарушенные участки сырой тундры, они придают им со временем такие же черты, вследствие чего площадь собственно тундровых ценозов сокращается.

6. Самым высоким восстановительным потенциалом обладают болотные ценозы. Широко распространенные, вместе с ивняками, в поймах рек и озер, они восстанавливаются быстро, без смены доминантов и поэтому даже в условиях повторяющихся техногенных воздействий прочно удерживают свое место в ландшафте.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 243 с.

Миркин Б. М. Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Серия ботаника. Т. 5. Геоботаника. М., 1984. С. 139—232.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.

Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1966. 144 с.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983. 291 с.

Сукачев В. Н. Что такое фитоценоз? // Сов. ботаника. 1934. № 5. С. 4—8.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 326 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Институт экологии растений
и животных УрО РАН
Екатеринбург

Получено 14 XII 1995

SUMMARY

An experiment to define critical transportation loads on the phytocoenoses with different structural and functional organization has been done. The critical loads proved to be fairly small and similar for all communities investigated. This is explained by the simple structure and low level of productivity. The soil-vegetational cover of typical tundra is very vulnerable to the anthropogenic stress.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561 : 26(4)

© Н. И. Стрельникова

НОВЫЙ РОД *VENIAMINIA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

N. I. STRELNIKOVA. A NEW GENUS *VENIAMINIA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM CRETACEOUS DEPOSITS OF THE WESTERN SIBERIA

Приведены новые данные, полученные при изучении в СЭМ ультраструктуры створок *Coscinodiscus polymorphus*, позволяющие изменить систематическое положение вида и описать новый род *Veniaminia*.

В кремнистых породах (диатомитах и диатомовых глинах) кампана, вскрытых скважиной 19 Усть-Манья на Приполярном Урале, мною был описан вид *Coscinodiscus polymorphus* Streln. (Стрельникова, 1974 : 65, табл. III, *8—17*). Уже при изучении под световым микроскопом (СМ) я высказывала сомнения относительно родовой принадлежности описываемого вида. Исследование в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) структуры створки показало, что это новый род. Его описание приведено далее. Материал для исследования в СЭМ JSM-35C подготовлен мною по методике В. А. Николаева (1982), микрофотографирование в СЭМ осуществлено Л. А. Карцевой и Н. В. Ченцовой.

Род Veniaminia Streln. gen. nov.

Frustula tota ignota. Formae coloniales, valvis in colonias processibus lobiformibus et cingulo lato conjunctis. Valvae rotundae, convexae, convexo-concavae vel planae, margine angusto cum cingulo alto conjunctae. Structura areolata, areolis polygonalibus tangentialiter seriatis vel irregulariter dispositis, difformis: 1) areolis locularibus polygonalibus rete compactum formantibus, velo cribriformi interiore; 2) costulis areolarum margines formatibus, rete polygonale, cuius lacunae porum unicum continent, efficientibus, rarius; 3) poris dispersis stratum basale penetrantibus. Structura tam varia ut videtur a frustulis heterovalvaribus et valvae in colonia situ dependet: valvae externae nempe cellularum marginalium structura ex areolis locularibus, intra coloniam vero dispositae structura simpliciore gaudent. Valvae ad marginem parietibus areolarum finitimarum confluentibus et in costulas elevatas transformantibus praeditae; costulae omnes processu lobiformi plano terminatae, quo valvae cellularum finitimarum in catenulas conjunguntur. Eminentia (sub microscopio optico spina tenuis acuta) excentrice in valva disposita ab exteriore tubulum haud altum vix conoideum, ab interiore eminentiam typice annularem apice («multistratted process», Hasle, Syvertsen, 1985) libero hyalino dilatato, basi poris numerosis perforata praebet. Cingulum ca 10 mcm, canalibus pororum parallele seriatis. Inter frustula finitimara pororum dispositum et cum margine hyalino valvae alterius ac processibus lobiformibus alterius conjuncta adest.

Genus in memoriam cl. Veniamini Beketovi nominatur.

Typus generis: *Veniaminia polymorpha* (Streln.) Streln.

Целый панцирь не известен. Формы колониальные, створки соединяются в колонии посредством лопастевидных выростов и широкой каймы. Створки круглые, выпуклые, выпукло-вогнутые или плоские (табл. I, *1—7*). Край створки узкий, соединен с высоким пояском (табл. I, *11, 12*). Структура из полигональных ареол в тангенциальных рядах или расположенных без особого порядка. Наблюдаются створки с разными типами структуры: 1) на створке плотносомкнутая сеть полигональных локулярных ареол с внутренним велумом типа крибрум (табл. I, *5—7*; табл. II, *1, 2*); 2) реже наблюдается лишь одна пора в углублениях полигональной сети ребер, формирующих края ареол (табл. III, *1, 2*); 3) на створке редкие поры, пронизывающие толщину базального слоя (табл. II, *3, 4, 6*). Такое разнообразие структуры створок, возможно, связано с гетеровальварностью панциря и положением створки в колонии: наружные створки краевых клеток имеют структуру из локулярных ареол, а створки, расположенные ковнутри колонии — с упрощенной структурой. По краю створки стенки соседних ареол сливаются и превращаются в приподнятые ребра (табл. III, *1, 3—5*). Каждое ребро заканчивается плоским, лопастевидным выростом, с помощью которых створки соседних клеток соединяются в цепочки (табл. I, *11, 12*). Эксцентрично на створке расположен вырост (в СМ — острый тонкий шип), который на наружной поверхности имеет вид невысокой трубки слегка конусовидной формы (табл. III, *2, 7*), а на внутренней (табл. I, *9, 11*) — это типичный кольцевидный вырост («многопоровый вырост» по: Hasle, Syvertsen, 1985) с гиалиновым расширением на свободном конце и многочисленными порами, пронизывающими основание выроста (табл. III, *8, 9*). Поясок около 10 мкм высотой, с поровыми каналами в параллельных рядах (табл. III, *6*). Между соседними панцирями располагается кайма со структурой из пор, которая соединяется с гиалиновым краем одной створки и лопастевидными выростами другой (табл. I, *11, 12*).

Род назван в память о геологе Вениамине Михайловиче Бекетове, материалы которого были использованы мною при изучении диатомовых водорослей.

Тип рода: *Veniaminia polymorpha* (Streln.) Streln.

Veniaminia polymorpha (Streln.) Streln. comb. nov. — *Coscinodiscus polymorphus* Streln. 1974, Диатомеи поздн. мела: 65, табл. III, *8—17*.

Далее приведен латинский диагноз вида, так как при первоописании вида *Coscinodiscus polymorphus* Streln. латинский диагноз отсутствовал.

Valvae 13—50 mcm in diam. ad 8—15 mcm altae. Areolae tangentialiter seriatae 4—12 pro 10 mcm, ad margines costis radialibus ob parietes areolarum laterales confluentes formatis, processibus lobiformibus terminatis 6—10 pro 10 mcm, inaequilongis, interdum nullis et tunc areolis marginem valvae attingentibus, sed eis seriei ultimae parietibus lateralibus prominentibus processus lobiformes formantibus praeditae. In formis convexis costae in limbum continuatae. (tabl. I, *1—12*; tabl. II, *1—6*; tabl. III, *1—9*).

Typus: Montes Uralenses Cispolares, fl. Sosva Borealis, in diatomitis et argillis diatomaceis campani. In collectione cathedrae Botanicae facultatis biologiae ac edaphologiae Universitatis Petropolitanae conservatur.

Створки 13—50 мкм в диам., до 8—15 мкм выс. Ареолы в тангенциальных рядах 4—12 в 10 мкм. По краю створки радиальные ребра 6—10 в 10 мкм, образовавшиеся в результате слияния боковых стенок ареол. Каждое ребро заканчивается лопастевидным выростом. Длина ребер различная, на некоторых створках ребра отсутствуют, а ареолы доходят до самого края створки, но боковые стенки последнего ряда ареол приподняты в виде небольших лопастевидных выростов. У выпуклых форм ребра продолжаются на загиб (табл. I, *1—12*; табл. II, *1—6*; табл. III, *1—9*).

Тип: Приполярный Урал, р. Сев. Сосьва. Диатомиты и диатомовые глины кампана. Хранится в коллекции кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета.

Таксономическое положение рода неясное. Структура из полигональной сетки ареол, внутренний крибрум, кольцевидный вырост сближают его с родом *Thalassiosiropsis* Hasle (Hasle, Syvertsen, 1985), от которого отличается волнистой поверхностью створки, ребрами и лопастевидными выростами по краю створок. Род

Veniaminia Streln. скорее всего относится к сем. *Thalassiosiropsidaceae* Nikolaev (Николаев, 1988), о чем свидетельствует наличие кольцевидного выроста.

Геологическое и географическое распространение рода ограничено. Он известен только из отложений кампана по р. Сев. Сосьва на Приполярном Урале.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 96-04-48993).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Николаев В. А. К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для светового и сканирующего микроскопов // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1677—1680.

Николаев В. А. Сем. *Thalassiosiropsidaceae* Nikolaev // Диатомовые водоросли СССР. 1988. Т. 2. Вып. 1. С. 52.

Стрельникова Н. И. Диатомеи позднего мела. М., 1974. 203 с.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. Thalassiosiropsis, a new diatom genus from the fossil records // Micropaleontology. 1985. Vol. 31. N 1. P. 82—91.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 19 IV 1996

УДК 582.998 (479)

Бот. журн., 1977 г., т. 82, № 2

© А. Н. Сенников

ВИДЫ РОДА *PRENANTHES* И ГРУППЫ РОДОВ ИЗ РОДСТВА *CICERBITA* (*ASTERACEAE*) НА КАВКАЗЕ

A. N. SENNIKOV. THE SPECIES OF THE GENERA *PRENANTHES* AND *CICERBITA* GROUP (*ASTERACEAE*) IN THE CAUCASUS

Уточнены границы рода *Prenanthes* и группы родов из родства *Cicerbita*, установлена родовая принадлежность отдельных произрастающих на Кавказе видов. Разработана система внутриродовых подразделений. В критическом конспекте сообщаются сведения о типификации и распространении видов.

В подтрибе *Lactucinae* Cass. трибы *Lactuceae* сем. *Asteraceae* отчетливо выделяется группа видов, имеющих семянки с дополнительным, наружным рядом паппуса из более или менее многочисленных коротких щетинок. G. Beauverd (1910) восстановил для этой группы родовое название *Cicerbita* Wallr.; согласно его монографии, этот род насчитывал 51 вид. В таком понимании сборный характер рода *Cicerbita*, охватывающего виды с самыми разными типами семянок, был очевиден. В большинстве своем последующие авторы не согласились со взглядами Beauverd на объем рода, тем или иным образом признавая непосредственное родство таксонов, характеризующихся бисериальным паппусом. Так, в обработке этой группы для «Флоры СССР» М. Э. Кирпичниковым (1964) признается самостоятельность родов *Mycelis* Cass., *Cephalorhynchus* Boiss. и *Steptorhamphus* Bunge. Впоследствии были выделены еще 2 рода (Камелин, 1993). Разделяя концепцию узкого понимания родов, мы попытались более точно и полно охарактеризовать описанные в искомой группе таксоны и выявить отношения между ними, критически рассмотрев кавказские виды, относимые различными авторами к роду *Cicerbita.* Род *Prenanthes* L. был привлечен нами в качестве «сторонней группы», а также из-за отмеченного в литературе неясного положения некоторых его видов.

Выделение родов в данной подтрибе обычно обосновывается признаками строения семянки и паппуса как наиболее консервативными и определенными. Наш анализ полностью подтверждает это положение. Среди признаков строения семянки имеют значение наличие или отсутствие носика — особого морфологического и структурного образования на вершине семянки, наличие или отсутствие слияния ребер в нижней части семянки, относительная величина и форма ребер, размер и характер межреберной борозды. Эти признаки, как правило, коррелируют с признаками строения паппуса, среди которых значимы количество клеток в сечении щетинки и длина выступающей за пределы ствола щетинки части клетки («зубца»).

По совокупности всех перечисленных признаков изученные виды *Cicerbita* s. l. распределены нами между 4 родами, описание которых вместе с описанием внутриродовых подразделений и рода *Prenanthes* приведено далее в конспекте. Конспект составлен по форме, принятой для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991). Цитация и синонимика сокращены.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Паппус из 1 ряда равных по длине щетинок . . . . *Prenanthes.*
+ Паппус из 2 рядов резко неравных по длине щетинок: ряд очень коротких наружных щетинок венчиком окружает основание внутреннего ряда длинных щетинок . . . . 2.
2. Семянки в верхней части несколько сужены, но без носика . . . . *Cicerbita.*
+ Семянки оттянуты в отчетливый, в верхней части беловатый носик . . . . 3.
3. Семянки уплощенные, с 2 широкими тонкими крыловидными боковыми ребрами и едва выступающим ребром на каждой плоскости, внезапно суженные в длинный носик; паппус из толстых почти гладких щетинок . . . . *Steptorhamphus.*
+ Семянки в сечении округлые или слегка сжатые, с равными или почти равными ребрами, более или менее постепенно суженные в носик; паппус из более тонких сильно зазубренных щетинок . . . . 4.
4. Семянки сжатые, с наиболее выступающими и утолщенными боковыми ребрами и 5—6 менее выступающими ребрами на каждой плоскости; растения с тонким горизонтальным корневищем . . . . *Mycelis.*
+ Семянки не сжатые или очень слабо сжатые, с почти равными ребрами; растения с утолщенным веретеновидным корневищем . . . . *Cephalorhynchus.*

Cicerbita Wallr.

1822, Sched. Crit. 1 : 433. — *Kovalevskiella* R. Kam. 1993, Опред. раст. Ср. Аз. 10 : 628, 136.

Семянки продолговатые, более или менее сжатые или уплощенные, немного суженные к вершине, с 12—15(18) ребрами, свободными по всей длине или с едва намечающейся в основании семянки спайкой; часто 3—4 ребра наиболее выступающие, среди них боковые ребра обычно увеличенные, часто узкокрыловидные. Внутренний ряд паппуса из снежно-белых или желтоватых, зазубренных, более или менее равных по толщине (20—40 мкм в основании) щетинок; наружный ряд из многочисленных коротких щетинок.

Lectotypus (Кирпичников, 1964 : 352): *C. alpina* (L.) Wallr.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *CICERBITA*

1. Семянки сжатые, в сечении эллиптические или треугольно-эллиптические, с 2 боковыми ребрами в виде узкой каймы и 6 отчетливо выступающими ребрами на каждой плоскости . . . . *C. prenanthoides.*
+ Семянки сильно сплюснутые, в сечении узкоэллиптические, с 2 боковыми ребрами в виде широких очень тонких крыльев и 1 (2) слабо выступающими ребрами на каждой плоскости . . . . 2.

2. Крупные растения с толстым (в основании свыше 5 мм в диам.) стеблем; листья крупные (до 20 см дл.), равномерно распределенные по стеблю и постепенно уменьшающиеся к вершине стебля, нижние яйцевидно-треугольные или копьевидно-треугольные, с длинным черешковидным сужением, иногда снабженным боковыми долями; листочки обертки и ветви соцветия покрыты обильными железистыми волосками, редко голые или почти голые . . . . . *C. macrophylla.*

+ Более мелкие растения с тонким (в основании 2—5 мм в диам.) стеблем; листья более мелкие, внизу розеткоподобно собранные и быстро уменьшающиеся кверху, нижние треугольно-яйцевидные с длинным, часто снабженным лопастями черешковидным сужением или лировидно-раздельные; листочки обертки голые, очень редко с железистыми волосками; ветви соцветия покрыты железистыми волосками или (почти) голые . . . . *C. racemosa.*

Sect. 1. *Prenanthopsis* Kirp. 1964, Фл. СССР, 29 : 726, 365.
Typus: *Cicerbita prenanthoides* (Bieb.) Beauverd.

1. *C. prenanthoides* (Bieb.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 2 : 121. — *Sonchus prenanthoides* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 242. — *Mulgedium prenanthoides* (Bieb.) DC. 1838, Prodr. 7, 1 : 248. — *Lactuca prenanthoides* (Bieb.) Schmalh. 1897, Фл. Ср. Южн. Росс. 2 :167, non Scop. 1772. — *Mulgedium bourgaei* Boiss. 1875, Fl. Orient. 3 : 801. — *Cicerbita bourgaei* (Boiss.) Beauverd, 1910, l. c.: 118. — *Lactuca marschallii* Stebb. 1937, Journ. Bot. 75 : 16.

Описан с Кавказа («in Caucasi sylvis altioribus»). Lectotypus (Sennikov, h. l.): «E Caucaso rutheno» (LE).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК; ЦК; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для всех горных районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 252).

Юго-Зап. Азия (сев. Турция).

Sect. 2. *Platyachena* Kirp. 1964, Фл. СССР, 29 : 726, 359.
Typus: *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd (=*C. macrophylla* (Willd.) Wallr.).

2. *C. macrophylla* (Willd.) Wallr. 1822, Sched. Crit. 1 : 434. — *Sonchus macrophyllus* Willd. 1803, Sp. Pl., ed. 3, 3 : 1519. — *Mulgedium macrophyllum* (Willd.) DC. 1838, Prodr. 7 ; 248. — *Lactuca macrophylla* (Willd.) A. Gray, 1884, Synoptic. Fl. N. Amer. 1, 2 : 444. — *Sonchus cacaliifolius* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 241. — *Mulgedium cacaliifolium* (Bieb.) DC. 1838, l. c.: 250, p. p. — *Prenanthes cacaliifolia* (Bieb.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 2 : 114, quoad nom. — *Cicerbita cacaliifolia* (Bieb.) Grossh. 1934, Фл. Кавк. 4 : 253, quoad nom. — *Mulgedium grande* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 279. — *Cicerbita grandis* (C. Koch) Schchian, 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 13 : 89. — *Mulgedium grande* C. Koch var. *glabrum* C. Koch, 1843, l. c.: 279. — *M. glabrum* (C. Koch) C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 668. — *M. acuminatum* Conrath et Freyn, 1895, Bull. Herb. Boiss. 1 sér., 3 : 476, non DC. — *Cicerbita conrathiana* Beauverd, 1910, l. c.: 125. — *C. acuminata* Conrath et Freyn ex Grossh. 1934, цит. соч.: 253, non Wallr. 1822. — *C. sevanensis* Kirp. 1963, Бот. мат. (Ленинград), 22 : 304. — *C. madatapensis* Gagnidze, 1967, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 26 : 30.

Описан, по-видимому, из Армении (в первоописании ошибочно: «America»). Lectotypus (Sennikov, h. l.): B — Hb. Willd. 1141/1 (photo — LE!).

ЗК: Бело-Лаб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг., Ю. Караб.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 252).

Эндемик.

Примечание. Обилие синонимов этого вида объясняется как широким размахом изменчивости растений, так и номенклатурной путаницей с типами видов *Sonchus macrophyllus* (Кирпичников, 1963) и *S. cacaliifolius* (Гагнидзе, 1965).

3. *C. racemosa* (Willd.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 2 : 122. — *Lactuca racemosa* Willd. 1803, Sp. Pl., ed. 3, 3 : 1524. — *Mulgedium racemosum* (Willd.) Schischk. 1924, in Schischk. et Grossh. Sched. Pl. Orient. Exs. 1—8 : 44. — *Sonchus albanus* Stev. 1813, Mem. Soc. Nat. Mosc. 4 : 99. — *Lactuca albana* (Stev.) C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Caucas. Casp. Meer.: 56. — *Mulgedium albanum* (Stev.) DC. 1838, Prodr. 7 : 249. — *M. dshimilense* C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 669.

Описан из Армении («in Armenia»). Lectotypus (Jeffrey, 1975 : 767): B — Hb. Willd. 14564.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 252).

Юго-Зап. Азия (Турция, сев.-зап. Иран).

Cephalorhynchus Boiss.

1844, Diagn. Pl. Orient. Nov., ser. 1, 4 : 28. — *Zollikoferiastrum* (Kirp.) R. Kam. 1993, Опред. раст. Ср. Аз. 10 : 628, 126.

Семянки правильно веретеновидные, в сечении округлые или слегка сжатые, быстро или постепенно оттянутые в короткий или длинный, в верхней части беловатый носик, с 12—18 равными или почти равными ребрами, полностью свободными или спаянными в основании или до середины в группы по 3 (в последнем случае в нижней части семянки образуются 5 широких уплощенных ребер, разделенных узкими щелевидными углублениями). Внутренний ряд паппуса из снежно-белых, сильно зазубренных, равных по толщине (до 15 мкм в основании) щетинок; наружный ряд из многочисленных очень коротких или довольно длинных щетинок.

Typus: *C. glandulosus* Boiss. nom. illeg. (=*C. tuberosus* (Stev.) Schchian).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *CEPHALORHYNCHUS*

1. Семянки с 12—16 узкими ребрами, свободными по всей длине; листья цельные с мелкозубчатым краем . . . . *C. takhtadzianii.*

+ Семянки с 15 ребрами, спаянными в основании или до половины семянки в группы по 3 (в последнем случае в нижней части семянки образуются 5 широких лопастевидных ребер, разделенных узкими щелевидными углублениями); листья перисторассеченные или перистораздельные . . . . 2.

2. Листочки обертки и (или) чешуевидные листья в соцветии с железистыми волосками; нижние стеблевые листья перисторассеченные с некрылатым черешком . . . . *C. microcephalus.*

+ Листочки обертки и чешуевидные листья в соцветии без железистых волосков; нижние стеблевые листья перистораздельные с ширококрылатым черешком . . . . *C. tuberosus.*

Sect. 1 *Cephalorhynchus.*

Семянки в сечении округлые, правильно веретеновидные, постепенно оттянутые в длинный носик, с 15 ребрами, спаянными в основании или до середины в группы по 3.

1. *C. tuberosus* (Stev.) Schchian, 1963, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 23 : 99. — *Prenanthes tuberosa* Stev. 1813, Mem. Soc. Nat. Mosc. 4 : 99. — *P. hispida* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 245, non Pall. 1771. — *Lactuca hispida* Bieb. ex DC. 1838, Prodr. 7 : 139. — *Cephalorhynchus hispidus* Bieb. ex Boiss. 1875, Fl. Orient. 3 : 821. — *Cicerbita hispida* (Bieb. ex Boiss.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 2 : 141. — *Steptorhamphus hispidus* (Bieb. ex Boiss.) Bornm. 1939, Beih. Bot. Centralbl. 60, Abt. B: 224. — *Cephalorhynchus glandulosus* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Orient. Nov., sér. 1, 4 : 28, nom. illeg. superfl. — *Cicerbita glandulosa* (Boiss.) Beauverd, 1910, l. c.:

140. — *Cephalorhynchus confertus* Conrath et Freyn, 1895, Bull. Herb. Boiss., 1 sér., 3 : 477. — *Cicerbita conferta* (Conrath et Freyn) Beauverd, 1910, l. c.: 140.

Описан из Грузии («in Iberia»). Typus: «Ex Iberia, Steven, a. 1806» (LE!).

СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан.

Указан для ЗП: Аз.-Куб. (Галушко, 1980 : 251); ЮЗ: Ю. Караб. (Аскерова, 1961 : 560); ЦЗ: Лори; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан., Дар. (Назарова, 1995 : 165); ЦЗ: Триал.-Н.Карт. (Шхиян, 1952 : 692).

Южн. и Юго-Вост. (Крым) Европа; Юго-Зап. Азия (?).

2. *C. microcephalus* (DC.) Schchian, 1952, Фл. Груз. 8 : 693. — *Lactuca microcephala* DC. 1838, Prodr. 7 : 134. — *Cephalorhynchus aucheri* Boiss. 1846, Diagn. Pl. Orient. Nov., sér. 1, 7 : 11, nom. illeg. superfl. — *C. candolleanus* Boiss. 1875, Fl. Orient. 3 : 820. — *Cicerbita candolleana* (Boiss.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 2 : 140. — *Cephalorhynchus kirpicznikovii* Grossh. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 31. — *C. tuberosus* auct. non (Stev.) Schchian: C. Jeffrey, 1975, Fl. Turk. 5 : 774.

Описан из Ирана («in Persia»). Typus: «Persia, 1837, N 3517, Aucher-Eloy» (G-DC, photo — LE!).

ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан.

Указан для ЮЗ: Дар. (Назарова, 1995 : 166).

Юго-Зап. Азия.

Sect. 2. Quasibrassica Sennik. sect. nov.

Achaenia griseo-brunnea, sectione compressiuscula, superne angustata et apice in rostrum breve (1 mm lg.) abrupte attenuata, 12(15) costata. Rami inflorescentiae generalis sub calathidiis non incrassati.

Семянки серо-коричневые, в сечении слабо сжатые, на верхушке суженные и внезапно оттянутые в короткий (1 мм дл.) носик, с 12 (15) отчетливо выступающими ребрами. Ветви соцветия под корзинками не утолщенные.

Typus: *C. brassicifolium* (Boiss.) Tuisl.

3. *Cephalorhynchus takhtadzianii* (Sosn.) Kirp. 1964, Фл. СССР, 29 : 349. — *Zollikoferiastrum takhtadzianii* (Sosn.) R. Kam. 1993, Опред. раст. Ср. Аз. 10 : 628, 126. — *Lactuca takhtadzianii* Sosn. 1941, Сообщ. АН Груз. ССР, 2, 7 : 653 (n. v.).

Описан из Армении. Typus: «Daralagez, inter Khachik et Achura, 1940, A. Takhtadzian» (ERE) (fide Tuisl, 1968 : 621).

ЮЗ: Ерев., Дар., Нах.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран: «inter Tabriz et Ahar» (Tuisl, 1968)).

Mycelis Cass.

1824, Dict. Sci. Nat. 33 : 484.

Семянки веретеновидные, сплюснутые, довольно быстро оттянутые в длинный, в верхней части беловатый носик, с 12 неравными ребрами (боковые и иногда центральные на каждой плоскости ребра наиболее утолщенные и выступающие, боковые узкокрыловидные). Внутренний ряд паппуса из снежно-белых, сильно зазубренных, равных по толщине (около 15 мкм в основании) щетинок; наружный ряд из многочисленных коротких щетинок.

Typus: *M. angulosa* Cass. nom. illeg. (=*M. muralis* (L.) Dum.).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *MYCELIS*

1. Корзинки с 5 цветками, до 10 мм дл. и 1 мм шир.; листочки наружного ряда обертки 1—2 мм дл.; стебель тонкий (у основания 2—3 мм шир.) . . . . *M. muralis.*

+ Корзинки с бóльшим количеством цветков, 12—15 мм дл., 3—5 мм шир.; листочки наружного ряда обертки 2—7 мм дл.; стебель более толстый (у основания до 10 мм шир.) . . . . *M. deltoidea.*

Sect. 1. *Mycelis.*

1. *M. muralis* (L.) Dum. 1827, Fl. Belg.: 60. — *Prenanthes muralis* L. 1753, Sp. Pl.: 797. — *Cicerbita muralis* (L.) Wallr. 1822, Sched. Crit. 1 : 436. — *Mycelis angulosa* Cass. 1824, Dict. Sci. Nat. 33 : 484, nom. illegit. superfl.

Описан из Европы («in Europae nemoribus umbrosis»). Lectotypus (Jeffrey, 1975 : 784): BM — Hb. Cliff.

ЗП: З. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Занг.; Т.

Указан для ЮЗ: Ерев. (Назарова, 1995 : 180), Мегр.-Зан., Ю. Караб. (Аскерова, 1961 : 550).

Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

Sect. 2. Multicostaria (Kirp.) Sennik. comb. nov. — *Cicerbita* sect. *Multicostaria* Kirp. 1964, Фл. СССР, 29 : 726, 367.

Typus: *Cicerbita deltoidea* (Bieb.) Beauverd (=*Prenanthes deltoidea* Bieb., *Mycelis deltoidea* (Bieb.) Sennik.).

2. M. deltoidea (Bieb.) Sennik. comb. nov. — *Prenanthes deltoidea* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 539. — *Lactuca deltoidea* (Bieb.) C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Caucas. Casp. Meer.: 56. — *Cicerbita deltoidea* (Bieb.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 2 : 128. — *Mycelis ambigua* Cass. 1827, Dict. Sci. Nat. 48 : 426, nom. illeg. superfl. — *Cicerbita olgae* Leskov, 1932, Тр. Бот. Муз. 25 : 53. — *Lactuca gorganica* Rech. f. et Esfand. 1950, Österr. Bot. Zeitschr. 96 : 267. — *Cephalorhynchus gorganicus* (Rech. f. et Esfand.) Tuisl, 1968, Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 72 : 617. — *C. talyschensis* Kirp. 1963, Бот. мат. (Ленинград), 22 : 311.

Описан из Грузии («in Iberia media»). Lectotypus (Sennikov, h. l.): «Ex Iberia, comm. Fischer, cui Wilhelms, a. 1817» (LE!).

Syntypus: «Caucasus, Wilhelms» ex herb. Fischeri, «Ib» (карандашная приписка на старой обложке) (LE!).

ЗК: Бело-Лаб.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Триал.-Ц. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.; Т.

Указан для ЗК: Уруп.-Теб. (Галушко, 1980 : 251).

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

Примечание. Различение видов *Cicerbita deltoidea* и *Cephalorhynchus talyschensis* (Кирпичников, 1963) основано на недоразумении, происшедшем из-за отсутствия зрелых семянок у образцов с Северного Кавказа и из Грузии. Тем не менее форма корзинок и листьев, а также все микропризнаки листьев и (незрелых) семянок убеждают нас в видовой тождественности растений с обеих вышеупомянутых территорий и из Талыша. По форме листьев типовые образцы *Prenanthes deltoidea* и *Cicerbita olgae* практически идентичны, а образцы *Cephalorhynchus talyschensis* представляют рассеченнолистную вариацию, отмеченную нами и на Северном Кавказе.

Steptorhamphus Bunge.

1851, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. Stepp. Centr.-As.: 205.

Семянки эллиптические до продолговатых, уплощенные, внезапно переходящие в очень длинный беловатый носик, с 4 резко неравными ребрами (2 боковых ребра сильно уплощенные, ширококрыловидные, очень тонкие; ребра на плоскости более или менее слабо выступающие). Внутренний ряд паппуса из белых, почти гладких, равных по толщине (30—40 мкм в основании) щетинок; наружный ряд из малочисленных длинных щетинок.

Typus: *S. crambifolius* Bunge.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *STEPTORHAMPHUS*

1. Ветви соцветия покрыты многочисленными железистыми волосками . . . . *S. persicus.*
+ Ветви соцветия без волосков . . . . 2.
2. Стеблевые листья с мелкозубчатым или выемчатым краем до мелколопастных. Корзинки 15—22 мм дл., 7—8 мм шир. . . . . *S. crambifolius.*
+ Стеблевые листья лопастные. Корзинки 28—38 мм дл., 7—10 мм шир. . . . . *S. tuberosus.*

1. *S. crambifolius* Bunge, 1851, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. Stepp. Centr.-As.: 205. — *Lactuca crambifolia* (Bunge) Boiss. 1875, Fl. Orient. 3 : 806. — *Cicerbita crambifolia* (Bunge) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 2 : 143. — *Lactuca edelbergii* Rech. f. 1955, Dan. Biol. Skr. 8, 2 : 205. — *Steptorhamphus czerepanovii* Kirp. 1963, Бот. мат. (Ленинград), 22 : 322.

Описан из Средней Азии. Typus: «In den Felsspalten des Tiumen-bei-tau, Lehmann» (LE!).

ЮЗ: Нах.

Указан для ЮЗ: Севан., Дар. (Назарова, 1995 : 168).

Юго-Зап. и Ср. Азия.

2. *S. persicus* (Boiss.) O. et B. Fedtsch. 1911, Переч. раст. Турк. 4 : 319. — *Lactuca persica* Boiss. 1846, Diagn. Pl. Orient. Nov., ser. 1, 7 : 9. — *Cicerbita persica* (Boiss.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 2 : 142.

Описан из Ирана («In Persia australi in rupestribus montis Kuh-Ajub prope Persepolim»).

ЮЗЗ: Араг., ЮЗ: Ерев., Дар., Нах.

Юго-Зап. и Ср. Азия.

3. *S. tuberosus* (Jacq.) Grossh. 1934, Фл. Кавк. 4 : 258. — Lactuca tuberosa Jacq. 1770, Hort. Bot. Vindob. 1 : 18, tab. 47. — *L. petraea* Fisch. et C. A. Mey. 1838, in DC. Prodr. 7 : 134. — *Steptorhamphus petraeus* (Fisch. et C. A. Mey.) Grossh. 1934, цит. соч.: 258.

Описан по культивируемым образцам. Lectotypus (Конечная, 1989 : 126): Jaquin, 1770: tab. 47.

СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Нах., Ю. Караб.

Указан для ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек. (Алиев, 1961 : 557); ЮЗ: Ерев., Дар., Занг., Мегр.-Зан. (Назарова, 1995 : 168).

Юго-Вост. Европа, Юго-Зап. Азия.

Prenanthes L.

1753, Sp. Pl.: 797; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 349.

Растения многолетние, с коротким утолщенным горизонтальным корневищем. Семянки цилиндрические, слабо гранистые, суженные к вершине и к основанию, с 5 едва выступающими равными ребрами. Паппус из одного ряда белоснежных или желтоватых, зазубренных или почти гладких, неравных по толщине (до 20—30 мкм в основании) щетинок.

Lectotypus (Cassini, 1825 : 96): *P. purpurea* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *PRENANTHES*

1. Листья продолговатые, сидячие, с широким стеблеобъемлющим основанием; корзинки в метельчатом соцветии, с пурпурными цветками, поникающие . . . . *P. purpurea.*

+ Листья треугольно-яйцевидные, на длинных черешках; корзинки вверх направленные . . . . 2.

2. Корзинки в кистевидно-метельчатом соцветии, с голубыми цветками; ветви соцветия с обильными железистыми волосками; щетинки паппуса желтоватые; черешки листьев в основании крылатые . . . . *P. petiolata.*

+ Корзинки в щитковидном соцветии, с желтыми цветками; ветви соцветия без волосков; щетинки паппуса снежно-белые; черешки листьев бескрылые . . . . *P. abietina.*

Sect. 1. Abietinae Sennik. sect. nov.

Folia triangulari-ovata, longipetiolata. Inflorescentia generalis corymbosa, ramis erectis, calathidiis floribus flavis. Pappus setulis niveis laeviusculis.

Листья треугольно-яйцевидные, длинночерешковые. Общее соцветие щитковидное; корзинки с желтыми цветками, вверх направленные. Паппус из снежно-белых, почти гладких щетинок.

Typus: *P. abietina* (Boiss. et Balansa) Kirp.

1. *P. abietina* (Boiss. et Balansa) Kirp. 1964, Фл. СССР, 29 : 270. — *Mulgedium abietinum* Boiss. et Balansa, 1875, in Boiss. Fl. Orient. 3 : 802. — *Lactuca abietina* (Boiss. et Balansa) Bornm. 1905, Mitt. Thur. Bot. Ver., n. s., 20 : 25. — *Crepis abietina* (Boiss. et Balansa) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 2 : 115. — *Cicerbita abietina* (Boiss. et Balansa) Grossh. 1934, Фл. Кавк. 4 : 252.

Описан из Турции («circa Khabackar Ponti Lazici»).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Sect. 2. Petiolatae (Gagnidze) Sennik. comb. nov. — *Cicerbita* Wallr. sect. *Petiolatae* Gagnidze, 1965, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 25 : 57 («*Petiolata*»).

Листья треугольно-яйцевидные, с длинным, в основании крылатым стеблеобъемлющим черешком. Общее соцветие кистевидно-метельчатое; корзинки с голубыми цветками, вверх направленные. Паппус из желтоватых зазубренных волосков.

Typus: *Cicerbita petiolata* (C. Koch) Gagnidze (=*Mulgedium petiolatum* C. Koch, *Prenanthes petiolata* (C. Koch) Sennik.).

2. P. petiolata (C. Koch) Sennik. comb. nov. — *Mulgedium petiolatum* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 279. — *Cicerbita petiolata* (C. Koch) Gagnidze, 1965, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 25 : 56. — *Mulgedium cacaliifolium* (Bieb.) DC. 1838, Prodr. 7 : 250, p. p. — *Prenanthes cacaliifolia* (Bieb.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 2 : 114, excl. typo. — *Cicerbita cacaliifolia* (Bieb.) Grossh. 1934, Фл. Кавк. 4 : 253, excl. typo. — *Mulgedium ponticum* Boiss. 1854, Ann. Sci. Nat., 4 Ser., 2 : 248. — *Prenanthes pontica* (Boiss.) Leskov, 1932, Тр. Бот. Муз. 25 : 44. — *Cicerbita pontica* (Boiss.) Grossh. 1934, цит. соч. : 250. — *Mulgedium cacaliifoilium* (Bieb.) DC. var. *minus* Boiss. 1875, Fl. Orient. 3 : 801. — *Prenanthes cacaliifolia* (Bieb.) Beauverd var. *minor* (Boiss.) Beauverd, 1910, l. c.: 115.

Описан из Грузии. Lectotypus (Sennikov, h. l.): «In montibus Nakarela, in Imeretia, legit Dr. Koch, 1836, N 1146» (manus C. A. Meyeri) (LE).

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран, Турция).

Sect. 3. *Prenanthes.*

Листья продолговатые, сидячие, широко стеблеобъемлющие. Общее соцветие метельчатое; корзинки с пурпурными цветками, поникающие. Паппус из снежно-белых зазубренных щетинок.

3. *P. purpurea* L. 1753, Sp. Pl.: 797. — *P. tenuifolia* L. 1753, l. c.: 797.

Описан из Европы («in Hermaniae, Helvetiae, Italiae nemoribus montanis»). Lectotypus (Jeffrey, 1975 : 766): BM — Herb. Cliff.

ЗК: Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Тер.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур.

Атл., Ср., Южн. и Вост. (Карпаты) Европа; Юго-Зап. Азия.

Типификация *Mulgedium grande* C. Koch.

Mulgedium grande C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 279.

Lectotypus (Sennikov, h. l.): «In Cartalinia prope Tzchinwal legit Dr. Koch, 1836, N 1145» (manus C. A. Meyeri) (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алиев Р. А. Род *Steptorhamphus* Bge. // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 557—558.

Аскерова Р. К. Роды *Cicerbita* Wallr., *Mycelis* Cass., *Lactuca* L., *Cephalorhynchus* Boiss. // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 544—547, 550—557, 558—562.

Гагнидзе Р. И. К познанию вида *Sonchus cacaliaefolius* M. B. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1965. Вып. 25. С. 50—58.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 3. Ростов, 1980. 328 с.

Камелин Р. В. Роды *Zollikoferiastrum* (Kirp.) R. Kam., *Kovalevskiella* R. Kam. // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент, 1993. Т. 10. С. 126, 136, 137, 628, 629.

Кирпичников М. Э. К познанию отечественных видов родов *Cicerbita* Wallr. и *Cephalorhynchus* Boiss. // Бот. мат. (Ленинград). 1963. Т. 22. С. 302—317.

Кирпичников М. Э. Роды *Steptorhamphus* Bge., *Mycelis* Cass., *Cephalorhynchus* Boiss., *Cicerbita* Wallr. // Флора СССР. М.—Л., 1964. Т. 29. С. 324—373, 725, 726.

Конечная Г. Ю. Род Степторамфус — *Steptorhamphus* Bunge // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 126.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Назарова Э. А. Роды *Cicerbita* Wallr., *Cephalorhynchus* Boiss., *Steptorhamphus* Bunge, *Lactuca* L., *Lactucella* Nazarova, *Mycelis* Cass. // Флора Армении. Havlickuv Brod, 1995. Т. 9. С. 162—180.

Шхиян А. *Cicerbita* Wallr., *Mycelis* Cass., *Lactuca* L., *Cephalorhynchus* Boiss. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 8. С. 666—674, 677—693 (на груз. яз.).

Beauverd G. Contribution a l'Étude des Composées. Suite 3. Le genre *Cicerbita* // Bull. Soc. Bot. Genève, 1910. 2 sér. Vol. 2. P. 99—144.

Cassini H. Nabale, Nabalus // Dictionnaire des Sciences Naturelles. Strassbourg; Paris, 1825. T. 34. P. 94—100.

Jacquin N. J. von. Hortus botanicus Vindobonensis... Vindobonae, 1770—1771. Vol. 1. P. 1—44, tab. 1—30 [1770], 31—100 [1771].

Jeffrey C. *Prenanthes L.*, *Cicerbita* Wallr., *Cephalorhynchus* Boiss., *Steptorhamphus* Bunge, *Mycelis* Cass. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. (Ed. by P. H. Davis.). Edinburgh, 1975. Vol. 5. P. 763—772, 774—776, 784, 785.

Tuisl G. Der Verwandtschaftskreis der Gattung *Lactuca* L. im iranischen Hochland und seinen Randgebieten // Ann. Naturhistor. Mus. Wien. 1968. Bd 72. S. 587—638, Taf. 1—3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 V 1996

SUMMARY

Generic limits of the genus *Prenanthes* L. and genera of *Cicerbita* Wallr. affinity have been clarified. Generic attribution of the separate Caucasian species is established. The system of intrageneric subdivisions has been elaborated. The critical conspect includes data on typification and distribution of the species. Two new sections are described, four new combinations are proposed. A priority name is reconstructed, two specific names are considered to be synonyms for the first time. Lectotypes of five specific names are selected.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.342)

© Е. М. Тарасова

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

E. M. TARASOVA. ADDENDA TO THE FLORA OF KIROV REGION

Сообщается о местах произрастания 4 видов, новых для флоры Кировской обл., и о находках 4 заносных видов, ранее не указывавшихся для этой территории. Для 3 редких видов приведены новые местообитания.

Флористическое изучение Кировской обл., в особенности территории г. Кирова и государственного природного заповедника «Нургуш», организованного в 1994 г. в Котельничском р-не, позволило дополнить флору области 8 новыми видами и уточнить границы обитания 3 редких растений. Виды приведены в алфавитном порядке. Названия соответствуют последней сводке С. К. Черепанова (1995). Гербарные образцы хранятся в фондах гербария Кировского объединенного историко-архитектурного и литературного музея и ГПЗ «Нургуш».

Новые виды

Agrostis korczaginii Senjan.-Korcz. Дважды отмечен в естественных местообитаниях на территории г. Кирова: в зарослях *Scirpus sylvaticus* в сыром овраге левого коренного берега р. Вятки, 22 VIII 1992; на правом берегу р. Вятки в ивняке пойменного озера, 17 VII 1993. (Определение Н. Н. Цвелева). Эндемик. Указанные места произрастания расположены юго-западнее известных ранее (Цвелев, 1974; Баранова и др., 1992).

Centaurea integrifolia Tausch. Произрастает на боровой террасе правобережной поймы р. Вятки в черте г. Кирова, на опушке сосняка травяного, 6 IX 1993. Это наиболее северо-западное местонахождение эндемичного уральско-западносибирского вида (Черепанов, 1994 : 280).

Juncus conglomeratus L. Небольшая популяция найдена в охранной зоне заповедника «Нургуш» на долгомошно-осоковом болоте с редким древостоем из сосны и ели, 9 VI 1995. Кроме того, в незначительном количестве вид встречается в окрестностях заповедника, в пойме р. Боровки, в сосняке сфагновом, 10 VII 1995. Следует отметить, что бóльшая часть многочисленных сборов *J. effusus* L. с территорий области относится к var. *compactus* Lej et Court.

Lycopodiella inundata (L.) Holub. Незначительное количество молодых особей отмечено в окр. с. Бурмакино Кирово-Чепецкого р-на на сыром незадернованном песке, обнаженном из-под слоя торфянистой почвы при расчистке леса 25 VI 1995. Это вторая находка вида в области. В 1991 г. ликоподиелла заливаемая была обнаружена Г. И. Юферевым у д. Ефременки Свечинского р-на, о чем сообщалось в местной печати. Гербарного образца мы не видели.

Новые заносные виды

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern. На привозном песке около ж.-д. путей ст. Киров-II, 10 VII 1992.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. Одиночные экземпляры неоднократно собирались на рудеральных местообитаниях г. Кирова: 29 IX 1991, 10 VII 1992, 28 VIII 1992. После жаркого продолжительного лета циклахена найдена на обочине шоссе в заречной части города, 24 IX 1995. Растение было прекрасно развито, корзинки содержали большое количество незрелых семян.

Dipsacus sylvestris Huds. Несколько экземпляров образовали небольшую заросль на пустыре в старом центре г. Кирова, 18 VII 1995.

Potentilla reptans L. На скате ж.-д. насыпи в северной части г. Кирова, 28 VI 1992. Вероятно, популяция существует в указанном месте не первый год.

Новые местообитания редких видов

Carex media R. Br. В окр. с. Кстинино Кирово-Чепецкого р-на на заболоченной вырубке в ельнике приручьевом, 15 VI 1995. Во «Флоре европейской части СССР» вид приводится для г. Омутнинска (Егорова, 1976 : 195). В «Определителе растений Кировской области» (1975) осока средняя не указана.

C. pilosa Scop. В охранной зоне заповедника «Нургуш» на опушке сосново-елово-березового зеленомошника, в небольшом количестве, 24 V 1995. Встречается также в ближайших к заповеднику окрестностях, в частности вблизи п. Разлив, в сосняке травяном с березой и осиной в древостое, где на ограниченной площади произрастает в большом обилии, 22 V 1995. Ранее осока волосистая в составе хвойно-широколиственных лесов отмечалась лишь для самого юга области. (Определитель..., 1975). Следует отметить, что территория заповедника «Нургуш», расположенная в пойме правого берега р. Вятки в пределах подзоны южной тайги, — прекрасный пример продвижения на север вдоль рек теплолюбивых видов. Пойменные гривы заняты здесь широколиственными и хвойно-широколиственными лесами, а на боровой террасе, составляющей бóльшую часть охранной зоны заповедника, встречаются такие виды, как *Euonymus verrucoza* Scop., *Campanula latifolia* L., *Convallaria majalis* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce.

Dianthus borbasii Vandas. В весьма незначительном количестве отмечен на боровых полянах северной части охранной зоны заповедника «Нургуш», 21 VII 1995. Ранее известные немногочисленные находки вида относятся к борам юго-востока области (Определитель..., 1977).

Авторы искренне благодарны Н. Н. Цвелеву за помощь в определении *Agrostis korczaginii* и подтверждение правильности определения *Centaurea integrifolia.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 141 с.

Егорова Т. В. Род осока — *Carex* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 134—219.

Определитель растений Кировской области. Киров, 1975. Ч. 1. 256 с.; 1977. Ч. 2. 304 с.

Цвелев Н. Н. Сем. Злаки — *Poaceae* Barnh. // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.

Черепанов С. К. Род Василек — *Centaurea* L. // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 260—288.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Кировский объединенный
историко-архитектурный
и литературный музей
Киров

Получено 13 VI 1996

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 502.75

О НЕКОТОРЫХ ДОПОЛНЕНИЯХ И ЗАМЕЧАНИЯХ К КРАСНОЙ КНИГЕ РСФСР

A. L. KOMZHA. ON SOME ADDENDA TO AND NOTES ON THE RED DATA BOOK OF THE RSFSR

В связи с подготовкой издания федеральной Красной книги нами изложен ряд дополнений и замечаний к Красной книге РСФСР (1988) относительно 45 включенных в нее видов (покрытосеменных 37, голосеменных 1, моховидных 1 и лишайников 6). Речь идет о случаях несогласования текстов видовых очерков в Красной книге РСФСР (ККР) с картами ареалов видов; использования составителями ККР недостоверных источников информации; возможных дополнений к тем или иным рубрикам видовых очерков в ККР, вытекающих из опубликованных материалов о новых находках видов. В рассмотрении данных вопросов мы ограничились территорией северо-кавказского региона, уделив наибольшее внимание центральной его части. Приведены также сведения о произрастании видов в Кабардино-Балкарском высокогорном (КБВГЗ), Северо-Осетинском (СОГЗ) и Тебердинском (ТГЗ) государственных заповедниках, если такая информация отсутствует в ККР.

Названия таксонов и порядок их изложения даны в соответствии с ККР.

Раздел 1. Покрытосеменные, или цветковые

Сем. *Amaryllidaceae*

Galanthus lagodechianus Kem.-Nath. Дополнение к рубрике «Меры охраны» видового очерка в ККР (Мордак, 1988а): встречается в СОГЗ (Попов, 1986а; Комжа, Амирханов, 1987).

G. nivalis L. subsp. *angustifolius* (G. Koss) Artjushenko. В ККР (Михеев, 1988а) указано, что данные о его распространении к востоку от района Кавказских Минеральных Вод вплоть до Чечено-Ингушетии (Галушко, 1978) нуждаются в подтверждении. Данные А. И. Галушко впоследствии были подтверждены в ряде публикаций. Вид приводится для Северной Осетии, в частности отмечен в бассейне р. Ардон (Попов, 1986а; Комжа, Амирханов, 1987; Комжа, 1993, и др.).

Дополнение к рубрике «Меры охраны»: встречается в СОГЗ (Попов, 1986а; Комжа, Амирханов, 1987; Комжа, 1993).

G. platyphyllis Traub et Moldenke. Ареал вида на карте в ККР (Мордак, 1988б) продвинут слишком далеко на север и занимает территорию едва ли не до северных склонов Бокового хребта. Однако, в действительности, на этом хребте он отсутствует (личные наблюдения) и вообще, на всем северном макросклоне Большого Кавказа отмечен лишь в области Главного (Водораздельного) хребта, о чем свидетельствуют данные многих публикаций (Philippow, 1916; Гроссгейм, 1940; Корнаева, 1963; Иванская, 1964; Артюшенко, 1970, и др.). На приводимой в ККР мелкомасштабной карте ареал вида на территории России может занимать лишь узкую полосу вдоль ее южной границы.

Сем. *Asphodelaceae*

Eremurus spectabilis Bieb. В ККР (Литвинская, 1988) для Центрального Кавказа не указан. Находки, сделанные в Кабардино-Балкарии (Портениер, 1988) и в Северной Осетии (Попов, 1992), позволили внести коррективы в существовавшие ранее представления о распространении вида в данном регионе. Местонахождение вида в Холстинском ущелье Северной Осетии, расположенное в охранной зоне СОГЗ, рекомендовано для включения в него в качестве заповедного участка (Попов, 1992).

Сем. *Asteraceae*

Cladochaeta candidissima (Bieb). DC. На помещенной в ККР карте (Амирханов, Комжа, 1988) ареал вида изображен сплошной окраской, что допускает излишнюю его генерализацию и искажает реальную картину распространения вида. Более целесообразным представляется точечное нанесение на карту известных популяций вида.

Сем. *Betulaceae*

Ostrya carpinifolia Scop. Сведения о произрастании вида в СОГЗ, а именно — в урочище Шуби Алагирского ущелья (Попов, 1986а), помещенные позднее в ККР (Попов, 1988а), к сожалению, нельзя признать корректными, поскольку, как выяснилось впоследствии, они были основаны на документально неподтвержденном устном сообщении неспециалиста. Поскольку иные сведения о находках *O. carpinifolia* в СОГЗ пока отсутствуют, данную информацию следует рекомендовать к исключению из ККР. Вместе с тем мы допускаем возможность произрастания *O. carpinifolia* в бассейне р. Ардон и считаем необходимым продолжить там поиски вида.

На карте ареала *O. carpinifolia* в ККР следует уменьшить широтную амплитуду его распространения (по крайней мере, на Центральном Кавказе).

Сем. *Caryophyllaceae*

Silene akinfievii Schmalh. В ККР на территории России приводится лишь для Северной Осетии (Гвинианидзе, 1988).

Отмечен в КБВГЗ близ ледника Дых-Су (Шхагапсоев, Слонов, 1987).

Сем. *Celastraceae*

Euonymus nana Bieb. Дополнение к рубрике «Распространение» (Михеев, 1988б): новые местонахождения вида отмечены в бассейне р. Черек Безенгийский (Портениер, 1988, 1989).

Сем. *Colchicaceae*

Colchicum speciosum Stev. В ККР (Алтухов, 1988) ареал вида в пределах Центрального Кавказа, на наш взгляд, показан неверно: его следовало бы несколько сместить к югу. В пользу этой рекомендации свидетельствует то, что известные в настоящее время в природе, а также по гербарным материалам и литературным источникам (Гроссгейм, 1940; Корнаева, 1963; Атлас..., 1980; Красная книга Северной Осетии, 1981, и др.) местонахождения вида в регионе расположены южнее той области, которая обозначена в ККР в качестве ареала *C. speciosum*.

Сем. *Euphorbiaceae*

Leptopus colchicus (Fisch. et Mey.) Pojark. По гербарному материалу

И. Я. Акинфиева («Ардон, 15 VI 1890, И. Акинфиев», LE) приводится для долины р. Ардон в ряде источников (Флеров, 1938; Гроссгейм, 1962, и др.), в том числе в ККР (Гельтман, 1988). Между тем известно, что текст данной этикетки Акинфиева был признан ошибочным задолго до появления вышеупомянутых публикаций. Так, хранящийся в гербарии Московского университета (MW) экземпляр эксиката этого вида («N 476. Herbarium Florae Caucasicae curante G. Woronow. Fasc. X, VI 1931.») снабжен следующим примечанием: «Растение..., эндемичное для сухих, преимущественно известковых склонов Западного Закавказья. Литературные указания для Осетии (по экз. Акинфиева) основаны на путанице этикеток собирателя». Нами за многолетний период изучения флоры бассейна р. Ардон *L. colchicus* обнаружен не был. Поэтому мы разделяем изложенное мнение Ю. Н. Воронова, тем более, что вид известен оттуда лишь по упомянутому выше образцу И. Я. Акинфиева. Ныне этой же точки зрения придерживается Д. В. Гельтман (личное сообщение). Таким образом, информацию о местонахождении вида на Центральном Кавказе в долине р. Ардон следует рекомендовать к исключению из ККР.

Сем. *Fabaceae*

Vavilovia formosa (Stev.) Fed. В рубрике «Распространение» (Попов, 1988б) в числе источников информации о произрастании *V. formosa* в Северной Осетии в верховьях р. Фиагдон, наряду с данными составителя, следует упомянуть и Красную книгу Северной Осетии (1981), где эти сведения были впервые опубликованы (Комжа, 1993). Кроме того, данная находка, сделанная в ущелье Дзамарашиком (долина р. Дзамарашидон) на высоте 2200 м над ур. м., позволяет внести коррективы в представления о нижней границе высотного распространения вида, которая в ККР оценивается в 2650 м над ур м. К настоящему времени эта популяция, по-видимому, утрачена или находится в крайне угнетенном состоянии. Предпринятые нами в течение ряда лет неоднократные попытки ее поиска с целью повторного обследования успеха не имели. Наиболее вероятной причиной исчезновения вида является значительная пастбищная нагрузка, которой подвержена растительность в данной местности.

Сем. *Iridaceae*

Crocus vallicola Herb. На карте ареала вида в ККР (Скрипчинский, 1988а) не показан (хотя и упомянут в тексте видового очерка) изолированный от основной части ареала его островной участок, локализованный в бассейнах рек Адайкомдон и Мамисондон в Северной Осетии. Между тем его следовало бы указать на карте хотя бы потому, что это крайний восточный пункт произрастания *C. vallicola* на Северном Кавказе, удаленный от приведенного в ККР ареала вида почти на 200 км.

Дополнение к рубрике «Меры охраны»: встречается в СОГЗ (Комжа, 1993).

Iris pumila L. subsp. *taurica* (Lodd.) Rodion. et Schewcz. На карте ареала в ККР (Родионенко, 1988) не показано присутствие вида на Центральном Кавказе, в том числе в горной его части. Очевидно, границу ареала вида в данном регионе следует провести южнее. Сведения о его распространении в котловинах Северной юрской депрессии в составе горно-степных ценозов содержатся в ряде публикаций (Амирханов, 1978; Попов, 1986а; Портениер, 1989, 1992).

Сем. *Liliaceae*

Bellevalia sarmatica (Pall. ex Georgi) Woronow. В рубрике «Распространение» допущены неточности в освещении локализации крайних восточных местонахождений вида на Северном Кавказе. Так, со ссылкой на И. Ф. Шмальгаузена (1897) и А. А. Гроссгейма (1940) отмечено, что *B. sarmatica* встречается «...в Кабардино-Балкарии и Чечено-Ингушетии по Тереку от Прохладного до Моздока» (Скрипчинский, 1988б : 268). В данном случае вместо Чечено-Ингушетии составителю следовало бы упомянуть Северную Осетию, поскольку в приводимых им первоисточниках не содержится каких-либо прямых или косвенных данных о произрастании *B. sarmatica* в Чечне или Ингушетии, а Моздок отмечен лишь как крайний известный восточный пункт распространения вида на Северном Кавказе. При этом следует принять во внимание то, что Моздок, основанный в 1763 г. как русская крепость, входил в различные административно-территориальные образования северо-кавказского региона России, но никогда не был относим ни к Чечне, ни к Ингушетии. С 1944 г. этот город, центр одноименного района, входит в состав Северной Осетии.

Информация о произрастании *B. sarmatica* «...в Ставропольском крае...по правому берегу Терека» (Скрипчинский, 1988б : 268) также не может быть признана корректной, поскольку Ставропольский край располагает территорией лишь на левобережье Терека.

Fritillaria caucasica Adam. В ККР приводится для Северного Кавказа, в частности, для Северной Осетии: «Мамисон» (Михеев, 1988в : 272). Желательно сопроводить это указание современным географическим названием данной местности: Мамисонское ущелье. К сожалению, на карте ареала вида это местонахождение не отмечено. В то же время, единственная точка на карте ареала, принадлежащая территории Северной Осетии, не прокомментирована в тексте видового очерка. «Мамисону» она соответствовать не может, поскольку расположена гораздо восточнее Мамисонского ущелья.

Lilium kesselringianum Miscz. Дополнение к рубрике «Меры охраны» (Кудряшова, 1988в): встречается в ТГЗ (Воробьева, Кононов, 1991).

Примечание. Информация о произрастании вида в СОГЗ, содержащаяся в статье К. П. Попова (1986а), признана ошибочной. При знакомстве с гербарным материалом, послужившим основой для упомянутого сообщения, мы идентифицировали его как *L. monadelphum* Bieb. (Комжа, 1993). Достоверность нашего определения подтверждена Г. Л. Кудряшовой (БИН РАН).

Muscari coeruleum Losinsk. Дополнение к рубрике «Экология и биология» (Мордак, 1988в): вид отмечен в субальпийском поясе (на лугах), а также в лесном поясе, на опушках (Комжа, 1993).

Дополнение к рубрике «Меры охраны»: встречается в СОГЗ (Комжа, 1993).

Ornithogalum arcuatum Stev. На карте ареала вида в ККР (Михеев, 1988г) не показаны, хотя и упомянуты в тексте видового очерка со ссылкой на А. И. Галушко (1978), местонахождения вида к востоку от Кавказских Минеральных Вод. Для Северной Осетии эта информация подтверждена К. П. Поповым (1991). Вид отмечен в лесах на Сунженском (у Эльхотовских Ворот и в районе с. Заманкул) и Терском хребтах.

Сем. *Orchidaceae*

Cephalanthera longifolia (L.) Fritsch. Дополнение к рубрике «Меры охраны» (Аверьянов, 1988а): встречается в ТГЗ (Воробьева, Кононов, 1991).

C. rubra (L.) Rich. Дополнение к рубрике «Меры охраны» (Аверьянов, 1988б): встречается в СОГЗ (Красная книга Северной Осетии, 1981; Наумова, Кондратенко, 1982; Комжа, Амирханов, 1987).

Dactylorhiza triphylla (C. Koch) Czer. s. l. Дополнение к рубрике «Меры охраны» (Аверьянов, 1988в): встречается в СОГЗ (Ефимова, Шевченко, 1981; Наумова, Кондратенко, 1982; Денисова и др., 1983) и ТГЗ (Воробьева, Кононов, 1991).

Epipogium aphyllum (F. W. Schmidt) Sw. Во избежание возможных недоразумений следует указать на то, что сведения о произрастании вида в СОГЗ, содержащиеся в ряде публикаций (Красная книга Северной Осетии, 1981; Красная книга СССР, 1984; Попов, 1986а), не соответствуют действительности. Анализ этих источников показал, что все они связаны с одним и тем же местонахождением (единственным пока известным в Северной Осетии), расположенным в 5 км к югу от СОГЗ (Комжа, 1993). В самом заповеднике и его охранной зоне вид пока не найден.

Orchis coriophora L. s. l. Дополнение к рубрике «Меры охраны» (Аверьянов, 1988г): встречается в СОГЗ (Наумова, Кондратенко, 1982).

O. mascula (L.) L. Дополнение к рубрике «Меры охраны» (Аверьянов, 1988д): встречается в СОГЗ (Ефимова, Шевченко, 1981; Наумова, Кондратенко, 1982) и в ТГЗ (Воробьева, Кононов, 1991).

O. picta Loisel. Данные текста очерка в ККР (Аверьянов, 1988е) местами не согласуются с картой ареала вида. Хотя в тексте *O. picta* указан для ТГЗ и СОГЗ, расположенных в горной части Северного Кавказа, на карте южная граница ареала вида на Северном Кавказе проведена по предгорным равнинам. Таким образом, показанный ареал *O. picta* не охватывает горную часть региона (следовательно, и указанные в ККР заповедники). Очевидно, для приведения карты ареала в соответствие с текстом, ареал вида на Северном Кавказе следует расширить в южном направлении.

O. purpurea Huds. Дополнение к рубрике «Меры охраны» (Аверьянов, 1988ж): встречается в СОГЗ (Красная книга Северной Осетии, 1981; Комжа, Амирханов, 1987).

O. ustulata L. Дополнение к рубрике «Меры охраны» (Аверьянов, 1988з): встречается в СОГЗ (Ефимова, Шевченко, 1981).

Сем. *Paeoniaceae*

Paeonia kavachensis Aznav. В ККР приводится лишь для крайней северо-западной части Центрального Кавказа (Михеев и др., 1988). Новые находки вида сделаны в восточной части Центрального Кавказа на территории Северной Осетии в междуречье Ардона и Терека: 1) в буковом лесу на Лесистом хребте в верховьях р. Суадагдон (Каупуш, Попов, 1986; Комжа, 1993, и др.); 2) в окр. с. Балта на левом борту долины р. Терек, на Пастбищном хребте (Попов, 1991).

P. tenuifolia L. В рубрике «Распространение» допущена неточность. В уточнении, касающемся локализации вида в пределах Северной Осетии, Ингушетии и Чечни, вместо «...на Терско-Сунженском хребте...» (Попов и др., 1988 : 340) следует читать: «...на Терском и Сунженском хребтах...».

Сем. *Papaveraceae*

Papaver bracteatum Lindl. Рубрику «Лимитирующие факторы» (Михеев, 1988д) желательно дополнить следующими факторами: 1) систематическое уничтожение природных популяций вида на территории Северной Осетии и Ингушетии, ежегодно проводимое по распоряжению региональных административных структур в рамках мероприятий антинаркотической операции «Мак»: 2) неконтролируемая пастьба скота; 3) распашка целинных земель. Кроме того, Л. Я. Узиевой (1989) в качестве лимитирующих факторов указаны сенокошение, заготовка сырья, выкопка растений с целью пересадки в сады.

Начатая работа по организации ботанического заказника в Чечено-Ингушетии на Сунженском и Терском хребтах для охраны *P. bracteatum* (Узиева, 1989) не завершена из-за распада СССР и начавшихся вооруженных конфликтов в регионе.

P. lisae N. Busch. Со ссылкой на Галушко (1978) вид приводится в ККР для Северной Осетии: «...в верховьях Цея» (Михеев, 1988е : 345). На наш взгляд, эта информация нуждается в подтверждении, поскольку флора «Цея», вернее Цейского ущелья (бассейн р. Цейдон), с 1975 г. систематически изучавшаяся сотрудниками СОГЗ, а также специалистами ведущих вузов и научно-исследовательских учреждений страны, выявлена достаточно полно, но *P. lisae* в ней не отмечен. Кстати, в новейшем «Обзоре видов семейства *Papaveraceae* флоры Кавказа» (Михеев, 1993) *P. lisae* не приводится для Северной Осетии.

Заметим также, что А. Д. Михеев, обрабатывавший в 1985 г. в гербарии СОГЗ коллекцию видов *Papaver* L., в том числе сборы из Цейского ущелья, не обнаружил среди них *P. lisae*. При этом он исправил детерминацию отдельных образцов *P. oreophilum* Rupr., ранее ошибочно определенных сотрудниками заповедника как «*P. lisae*». К сожалению, статья о находках «*P. lisae*», основанная на этих неверных определениях, к тому времени уже была отправлена в редакцию и вскоре опубликована (Попов, 1986а). Поэтому, во избежание использования упомянутой информации другими авторами, следует подчеркнуть: сообщение о находках *P. lisae* в Алагирском и Куртатинском ущельях Северной Осетии, равно как и сведения о том, что часть ареала вида находится на территории СОГЗ (Попов, 1986а), основаны на неверно определенном материале.

Сем. *Poaceae*

Hordelymus europaeus (L.) Jess. Дополнение к рубрике «Меры охраны» (Цвелев, 1988): встречается в ТГЗ (Воробьева, Кононов, 1991).

Сем. *Saxifragaceae*

Saxifraga columnaris Schmalh. Ранее опубликованные, а также многочисленные новые находки вида, сделанные на Скалистом хребте к востоку от указанного в ККР (Кудряшова, 1988а) ареала, позволяют значительно расширить его в этом направлении (Комжа и др., 1992). Угроза антропогенного нарушения местообитаний вида на территории Северной Осетии в настоящее время отсутствует ввиду его локализации в труднодоступных горных районах.

Точка на карте ареала в ККР, соответствующая, как следует из текста видового очерка, находке вида на горе Столовая (Скалистый хребет), значительно смещена по меридиану на север, в область предгорий, где *S. columnaris* не встречается. Ее необходимо расположить гораздо южнее, в области Скалистого хребта.

Дополнение к рубрике «Меры охраны»: встречается в СОГЗ (Комжа, 1993).

S. dinnikii Schmalh. Новые находки на Скалистом хребте в Северной Осетии, к востоку от указанного в ККР (Кудряшова, 1988б) ареала, позволяют внести существенные коррективы в имевшиеся ранее представления о восточной границе его распространения (Комжа и др., 1992). Установлено, что *S. dinnikii* прослеживается к востоку до горы Столовая (западная часть Восточного Кавказа). Угроза антропогенного нарушения местообитаний на территории Северной Осетии в настоящее время отсутствует ввиду его локализации в труднодоступных горных районах.

Сем. *Solanaceae*

Atropa bella-donna L. На карте ареала вида в ККР южная граница его распространения на Северном Кавказе проходит по Главному (Водораздельному) хребту, где *A. bella-donna* в действительности отсутствует. Очевидно, эту границу следует проводить севернее. Кстати, на это ориентирует и текст видового очерка: «Растет преимущественно в поясе буковых лесов» (Попов, 1988в : 423).

Сем. *Thymelaeaceae*

Daphne baksanica Pobed. Дополнение к рубрике «Распространение» (Михеев, 1988ж): новые местонахождения вида отмечены в Кабардино-Балкарии в бассейне р. Черек Безенгийский (Портениер, 1988, 1989, и др.).

Stelleropsis caucasica Pobed. Дополнение к рубрике «Распространение» (Михеев, 1988з): новое местонахождение вида отмечено в Кабардино-Балкарии в бассейне р. Черек Безенгийский (Портениер, 1989). Ранее приводился и для других пунктов Кабардино-Балкарии (Шхагапсоев, Слонов, 1987).

Раздел 2. Голосеменные

Сем. *Taxaceae*

Taxus baccata L. На карте ареала вида в ККР (Комжа, 1988) следует сузить широтную и долготную амплитуды его распространения на Северном Кавказе. Имеется также ряд дополнений к рубрикам «Лимитирующие факторы» и «Меры охраны» (Комжа, 1993).

Раздел 5. Моховидные

Сем. *Dicranaceae*

Oreas martiana (Hoppe et Hornsch.) Brid. В ККР на Северном Кавказе приводится лишь для центральной части Дагестана (Афонина, 1988).

Дополнение к рубрикам «Распространение» и «Меры охраны»: найден в Кабардино-Балкарии в КБВГЗ, близ устья р. Мижирги (Игнатов, Золотухин, 1993).

Раздел 6. Лишайники

Сем. *Collemataceae*

Leptogium hildenbrandii Nyl. В ККР (Голубкова, 1988а) для Северного Кавказа не указан. Новые находки сделаны в Цейском ущелье СОГЗ, на альпийских коврах по широким скальным уступам горы Хицан, на высоте 3400 м над ур. м. (Амирханов и др., 1992).

Сем. *Lobariaceae*

Lobaria amplissima (Scop.) Forss. В ККР в числе пунктов, в которых вид отмечен для Северной Осетии, указан Цей (Навроцкая, 1988). Поскольку в состав СОГЗ входит почти все Цейское ущелье, и лишь небольшая его часть является территорией охранной зоны, вполне вероятно, что вид встречается в этом заповеднике.

L. pulmonaria (L.) Hoffm. В ККР (Петрова, Толпышева, 1988) на Центральном Кавказе приводится лишь для одного пункта, принадлежащего области предгорий: Орджоникидзе (Владикавказ — *А. К.*). Новые находки сделаны в горной части региона — в Цейском ущелье СОГЗ, в березовом криволесье на высоте 1780—1800 м над ур. м. (Амирханов и др., 1992). Вид отмечался в данном пункте и ранее (Бархалов, 1983).

Сем. *Usneaceae*

Cornicularia steppae Savicz. В ККР (Андреев, 1988) для Кавказа не указан. Новые находки, сделанные в Цейском ущелье СОГЗ (альпийская мохово-лишайниковая пустошь, 3100 м над ур. м.) позволяют существенно расширить представления о географии вида и его эколого-ценотическом диапазоне (Амирханов и др., 1992).

Letharia vulpina (L.) Vain. Дополнение к рубрике «Меры охраны» (Голубкова, 1988б): встречается в СОГЗ (Амирханов и др., 1992).

Usnea florida (L.) Wigg. В ККР (Голубкова, 1988в) для Центрального Кавказа не приводится. Новые находки сделаны в Цейском ущелье СОГЗ, в сосновом лесу на стадиальной морене Цейского ледника, 2000 м над ур. м. (Амирханов и др., 1992) и в КБВГЗ (Криворотов, Шхагапсоев, 1993).

В заключение хотелось бы высказать редакционной коллегии федеральной Красной книги пожелание о целесообразности унификации текстов видовых очерков в рубрике «Распространение». Суть проблемы состоит в том, что составители ККР при характеристике ареалов видов придерживались различных, порой несовместимых схем природного районирования Северного Кавказа. В качестве иллюстрации одного из таких случаев следует, в частности, обратить внимание на то, сколь различно понималась ими южная граница Предкавказья. Известно, что в одних схемах районирования Предкавказье простирается к югу от Кумо-Манычской впадины до котловин Северной юрской депрессии. В то же время в других схемах районирования (их придерживалось большинство составителей ККР) Предкавказье не прослеживается столь далеко на юг, а южным пределом его считаются низкогорные передовые хребты Большого Кавказа. Поскольку при описании распространения видов каждый составитель руководствовался привычной ему схемой районирования, в различных видовых очерках «Предкавказьем» были обозначены далеко не адекватные регионы Северного Кавказа. Устранить эти и другие противоречия поможет согласованный с составителями подход к формированию вышеупомянутой рубрики.

Следует также обратить внимание на то, что в ботанической литературе о заповедниках не всегда однозначно трактуется само слово «заповедник». В одних работах оно понимается лишь как заповедная территория, в других — как заповедная территория с охранной зоной. Очевидно для Красной книги, где упоминание о произрастании вида в заповеднике означает, что вид находится там под охраной, предпочтителен первый подход, поскольку охрана вида, как правило, связана с устранением антропогенного воздействия и, при этом условии, реально осуществима только на заповедной территории. При наличии в литературе обоих упомянутых выше подходов необходимо критическое отношение к содержащейся в публикациях информации о произрастании того или иного вида в заповеднике, поскольку указанный для заповедника вид может встречаться лишь в его охранной зоне. Немало такого рода «подводных камней» содержится в работах, касающихся КБВГЗ. Полезная информация по данному вопросу содержится в статье Ю. Д. Нухимовской (1993).

Автор сердечно благодарит Г. Л. Кудряшову и Е. В. Мордак, взявших на себя труд по проверке наших определений гербария видов *Lilium* L. и *Muscari* Mill. Эти образцы переданы в Гербарий БИН РАН (LE).

Подготовка материалов к публикации осуществлена при поддержке Международного фонда «Культурная инициатива».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Пыльцеголовник длиннолистный — *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988а. С. 298—299.

Аверьянов Л. В. Пыльцеголовник красный — *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. // Там же. 1988б. С. 299—300.

Аверьянов Л. В. Пальцекорник трехлистный — *Dactylorhiza triphylla* (C. Koch) Czer. s. l. // Там же. 1988в. С. 306—307.

Аверьянов Л. В. Ятрышник клопоносный — *Orchis coriophora* L. s. l. // Там же. 1988 г. С. 318—319.

Аверьянов Л. В. Ятрышник мужской — *Orchis mascula* (L.) L. // Там же. 1988д. С. 319—320.

Аверьянов Л. В. Ятрышник раскрашенный — *Orchis picta* Loisel. // Там же. 1988е. С. 324—325.

Аверьянов Л. В. Ятрышник пурпурный — *Orchis purpurea* Huds. // Там же. 1988ж. С. 327.

Аверьянов Л. В. Ятрышник обожженный — *Orchis ustulata* L. // Там же. 1988з. С. 329—330.

Алтухов М. Д. Безвременник великолепный — *Colchicum speciosum* Stev. // Там же. 1988. С. 143—144.

Амирханов А. М. Растительность Северо-Осетинского государственного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 19 с.

Амирханов А. М., Инашвили И. Н., Питеранс А. В., Щербаков В. В. Виды лишайников из Красной книги РСФСР на территории Северо-Осетинского заповедника // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках. М., 1992. С. 111—112.

Амирханов А. М., Комжа А. Л. Кладохета чистейшая — *Cladochaeta candidissima* (Bieb.) DC. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 73.

Андреев М. П. Корникулярия степная — *Cornicularia steppae* Savicz // Там же. 1988. С. 534—535.

Артюшенко З. Т. Амариллисовые (*Amaryllidaceae* Jaume St.-Hilaire) СССР. Морфология, систематика и использование. Л., 1970. 180 с.

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1980. 340 с.

Афонина О. М. Ореас Марциуса — *Oreas martiana* (Hoppe et Hornsch.) Brid. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 495—496.

Бархалов Ш. О. Флора лишайников Кавказа. Баку, 1983. 338 с.

Воробьева Ф. М., Кононов В. Н. Флора Тебердинского заповедника (Сосудистые растения). Ставрополь, 1991. 136 с. (Тр. Теберд. запов. Вып. 13).

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа: Определитель. Т. 1. Ростов-на-Дону, 1978. 320 с.

Гвинианидзе З. И. Смолевка Акинфиева — *Silene akinfievii* Schmalh. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 131—132.

Гельтман Д. В. Лептопус колхидский — *Leptopus colchicus* (Fisch. et Mey.) Pojark. // Там же. 1988. С. 172—173.

Голубкова Н. С. Лептогиум Гильденбранда — *Leptogium hildenbrandii* Nyl. // Там же. 1988а. С. 518.

Голубкова Н. С. Летария волчья — *Letharia vulpina* (L.) Vain // Там же. 1988б. С. 535—536.

Голубкова Н. С. Уснея цветущая — *Usnea florida* (L.) Wigg. // Там же. 1988в. С. 536.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.; М.—Л., 1962. Т. 6. 424 с.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г., Никитина С. В. Состав ценопопуляций некоторых дикорастущих представителей сем. *Orchidaceae* // Охрана и культивирование орхидей. II Всесоюз. совещ. Тез. докл. Киев, 1983. С. 33—35.

Ефимова В. А., Шевченко И. А. Орхидные Цейского ущелья Северо-Осетинского государственного заповедника. Орджоникидзе, 1981. 8 с. Деп. в ВИНИТИ 10 VIII 1981. № 3984-81.

Игнатов М. С., Золотухин Н. И. О редких мхах Алтайского заповедника // Растения Красных книг в заповедниках России. М., 1993. С. 158—161.

Иванская Э. Н. Анатомическое строение двух высокогорных растений в свете теории проф. В. Ф. Раздорского // Тр. Сев.-Осет. с.-хоз. ин-та. 1964. Т. 22. С. 104—108.

Каупуш Р. Д., Попов К. П. Находка пиона кавахского в Северной Осетии // Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране: Тез. докл. науч.-практ. конф. Ставрополь, 1986. С. 52—53.

Комжа А. Л. Тис ягодный — *Taxus baccata* L. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 464—465.

Комжа А. Л. Сосудистые растения Северо-Осетинского заповедника, включенные в Красную книгу РСФСР. Сообщение 1 // Растения Красных книг в заповедниках России. М., 1993. С. 98—114.

Комжа А. Л., Амирханов А. М. Редкие, эндемичные и сокращающие численность виды растений бассейна р. Ардон // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 70—86.

Комжа А. Л., Амирханов А. М., Николаев И. А. Новые находки *Saxifraga columnaris* и *Saxifraga dinnikii* (Saxifragaceae) в Северной Осетии (Большой Кавказ) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 113—115.

Корнаева В. Ю. Флора Туалетии и ее анализ // Зап. Центр.-Кавк. отд. ВБО. 1963. Вып. 1. С. 49—78.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 529 с.

Красная книга Северной Осетии. Орджоникидзе. 1981. 88 с.

Красная книга СССР. Редие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 2-е изд. М., 1984. 480 с.

Криворотов С. Б., Шхагапсоев С. Х. К изучению лихенофлоры Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника // Бюл. ГБС. 1993. Вып. 167. С. 47—52.

Кудряшова Г. Д. Камнеломка колончатая — *Saxifraga columnaris* Schmalh. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988а. С. 414.

Кудряшова Г. Л. Камнеломка Динника — *Saxifraga dinnikii* Schmalh. // Там же. 1988б. С. 414—415.

Кудряшова Г. Л. Лилия Кессельринга — *Lilium kesselringianum* Miscz. // Там же. 1988в. С. 277—278.

Литвинская С. А. Эремурус замечательный — *Eremurus spectabilis* Bieb. // Там же. 1988. С. 62—63.

Михеев А. Д. Подснежник узколистный — *Galanthus nivalis* L. *angustifolius* (G. Koss) Artjushenko // Там же. 1988а. С. 38—39.

Михеев А. Д. Бересклет карликовый — *Euonymus nana* Bieb. // Там же. 1988б. С. 135—136.

Михеев А. Д. Рябчик кавказский — *Fritillaria caucasica* Adam. // Там же. 1988в. С. 272—273.

Михеев А. Д. Птицемлечник дуговидный — *Ornithogalum arcuatum* Stev. // Там же. 1988г. С. 282—283.

Михеев А. Д. Мак прицветниковый — *Papaver bracteatum* Lindl. // Там же. 1988д. С. 343.

Михеев А. Д. Мак Лизы — Papaver lisae N. Busch // Там же. 1988е. С. 345.

Михеев А. Д. Волчник (Волчеягодник) баксанский — Daphne baksanica Pobed. // Там же. 1988ж. С. 426—427.

Михеев А. Д. Стеллеропсис кавказский — *Stelleropsis caucasica* Pobed. // Там же. 1988з. С. 429.

Михеев А. Д. Обзор видов семейства *Papaveraceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 115—124.

Михеев А. Д., Успенская М. С., Тихомиров В. Н. Пион кавахский — *Paeonia kavachensis* Aznav. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 336—337.

Мордак Е. В. Подснежник лагодехский — *Galanthus lagodechianus* Kem.-Nath. // Там же. 1988а. С. 37—38.

Мордак Е. В. Подснежник широколистный — *Galanthus platyphyllus* Traub et Moldenke // Там же. 1988б. С. 39—40.

Мордак Е. В. Мускари голубой — *Muscari coeruleum* Losinsk. // Там же. 1988в. С. 281.

Навроцкая И. А. Лобария широкая — *Lobaria amplissima* (Scop.) Forss. // Там же. 1988. С. 520—521.

Наумова О. Б., Кондратенко О. Ф. Особенности произрастания некоторых видов семейства Орхидных в Северо-Осетинском государственном заповеднике // Тр. XIII Конф. молодых ученых биол. ф-та МГУ. Ч. 1. М., 1982. С. 2—6. Деп. в ВИНИТИ 1 XII 1982. № 5913-82.

Нухимовская Ю. Д. Сосудистые, моховидные, грибы, лишайники Красных книг СССР и РСФСР в заповедниках России: состояние изученности и охраны // Растения Красных книг в заповедниках России. М., 1993. С. 5—22.

Петрова М. М., Толпышева Т. Ю. Лобария легочная — *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 521—522.

Попов К. П. Редкие и исчезающие виды флоры Северной Осетии // Растительные ресурсы. Ч. 3. Редкие и исчезающие растения и растительные сообщества Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1986а. С. 257—269.

Попов К. П. Редкие растительные сообщества Северо-Осетинской АССР // Там же. 1986б. С. 142—158.

Попов К. П. Хмелеграб обыкновенный — *Ostrya carpinifolia* Scop. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988а. С. 90—91.

Попов К. П. Вавиловия прекрасная — *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed. // Там же. 1988б. С. 235—236.

Попов К. П. Красавка белладонна — Atropa bella-donna L. // Там же. 1988в. С. 423—424.

Попов К. П. Мир растений Северной Осетии. Владикавказ. 1991. 231 с.

Попов К. П. Уникальная популяция *Eremurus spectabilis* Bieb. в Северо-Осетинском заповеднике // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках. М., 1992. С. 101—111.

Попов К. П., Успенская М. С., Тихомиров В. Н. Пион тонколистный — *Paeonia tenuifolia* L. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 340—341.

Портениер Н. Н. Флористические находки в бассейне р. Черек Безенгийский (Северный Кавказ, КБАССР) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 1756—1760.

Портениер Н. Н. К изучению редких видов растений в Кабардино-Балкарском заповеднике // Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды Кабардино-Балкарской АССР: Тез. докл. I науч.-практич. конф. «Экология-1». Нальчик. 1989. С. 91—92.

Портениер Н. Н. Флора бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1992. 16 с.

Родионенко Г. И. Касатик (Ирис) карликовый — *Iris pumila* L. s. l. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 258—259.

Скрипчинский Вл. В. Шафран долинный — *Crocus vallicola* Herb. // Там же. 1988а. С. 252—259.

Скрипчинский Вл. В. Бельвалия сарматская — *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) Woronow // Там же. 1988б. С. 267—268.

Узиева Л. Я. Papaver bracteatum Lindl. в Чечено-Ингушетии и организация Ачалуки-Малгобекского заказника // Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране: Тез. докл. науч.-практ. конф. Грозный, 1989. С. 88—90.

Флеров А. Ф. Список растений Северного Кавказа и Дагестана. Ростов-на-Дону, 1938. 696 с.

Цвелев Н. Н. Хордэлимус европейский — *Hordelymus europaeus* (L.) Jess. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 356—357.

Шмальгаузен И. Ф. Флора Средней и Южной России. Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1897. Т. 2. 752 с.

Шхагапсоев С. Х., Слонов Л. Х. Дикорастущие виды флоры Кабардино-Балкарии, нуждающиеся в охране. Нальчик, 1987. 40 с.

Philippow J. Amaryllidaceae // Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В. Flora caucasica critica: Материалы для флоры Кавказа: Критическое систематическо-географическое исследование. СПб., 1916. Ч. 2. Вып. 5 (44). С. 1—18.

© *А. Л. Комжа*

Северо-Осетинский
государственный заповедник
Алагир

Получено 27 II 1996

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 2

Л. Г. Наумова. Основы фитоценологии. Уфа. 1995. 238 с. Тираж 300 экз.

V. B. GOLUB, G. S. ROZENBERG. *L. G. NAUMOVA.* PRINCIPLES OF PHYTOCOENOLOGY, 1995

В нынешнее время центральные столичные издательства не очень-то балуют студентов высших учебных заведений учебной литературой, издаваемой большими тиражами. Вот и приходится институтам и университетам самостоятельно заботиться об издании небольшим тиражом учебных пособий хотя бы для своих студентов. В этом есть как отрицательные, так и положительные стороны. Возможным недостатком таких пособий может быть их низкий уровень из-за недостаточно строгого рецензирования, которое чаще всего осуществляют хорошие знакомые автора. Положительным же в децентрализации выпуска учебников является то обстоятельство, что ранее провинциальным преподавателям, какими бы высокими качествами ни обладали подготовленные ими пособия, было чрезвычайно трудно пробиться в столичные издательства.

Автор рассматриваемого учебного пособия профессор Л. Г. Наумова — одна из представительниц башкирской школы геоботаников, имеющая длительный опыт преподавательской деятельности и большой опыт полевых исследований.

Книга содержит 7 глав и приложение, состоящее из 3 частей. Кратко рассмотрим основные разделы учебного пособия.

В 1-й главе «Общее представление о фитоценологии и фитоценозе» дается определение фитоценологии как науки; рассматривается ее место в системе близких к ней дисциплин и прежде всего ее связь с экологией. Дан краткий очерк истории фитоценологии, акцентировано внимание на 2 парадигмах, существующих в фитоценологии (дискретности и непрерывности), даны определения и основные признаки «фитоценоза», как научного понятия.

Во 2-й главе «Основы учения о популяциях в фитоценозе» рассматривается относительно недавно сформировавшийся раздел общей фитоценологии — популяционная биология растений; разбираются такие фундаментальные понятия экологии, как «экологическая ниша» и «типы стратегий» растений.

3-я глава «Факторы организации и разнообразия фитоценозов» посвящена анализу влияния на состав растительных сообществ особенностей экотопа, конкуренции, взаимопомощи растений, гетеротрофных организмов. Говоря об аллелопатии как возможном способе взаимодействия растений автор вслед за Т. А. Работновым и Б. М. Миркиным считает, что роль этого фактора в организации фитоценозов преувеличена чаще всего из-за невысокого методического уровня исследований в этой области. Здесь же рассматриваются способы оценки видового и ценотического разнообразия фитоценозов и растительности (альфа-, бета-, гамма-разнообразие по Уиттекеру).

В 4-й главе «Структура фитоценоза (синморфология)» рассматривается пространственная и временная структура фитоценоза. К пространственным отнесены такие параметры, как вертикальное и горизонтальное строение фитоценозов. Это давно сложившийся традиционный подход. Что касается временной структуры фитоценозов, то под ней подразумевается сезонная и флюктуационная динамика. Во многих отечественных учебниках эти характеристики фитоценозов рассматривались в разделах, отведенных динамике растительности. К собственно динамике растительности Л. Г. Наумова относит только долговременные (более 10 лет) векторизованные изменения. Рассмотрению таких изменений посвящена 5-я глава «Динамика растительности». В ней дается иерархическая схема классификации форм динамики растительности. Наиболее значительными подразделениями этих типов, которым отведены соответствующие параграфы, являются эволюция, сукцессия и нарушение. Заключает главу раздел, посвященный прямым и непрямым методам изучения динамики растительности.

В 6-й главе «Классификация растительности» излагаются 2 основных подхода к классификации растительности: эколого-флористический (направление школы Браун-Бланке) и физиономический. Делается сравнение этих классификаций. Преимущество явно отдается эколого-флористическому методу, который в настоящее время стал международным, строго регламентируемым «Кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Barkman et al., 1986). Вместе с тем указывается, что физиономический метод классификации полезен при предварительной ориентации в материале, а также при мелкомасштабном картировании растительности. В заключение главы излагается новый симфитосоциологический подход к классификации комплексов растительности, выросший на основе эколого-флористического метода классификации растительных сообществ.

Теоретическую часть учебного пособия заключает 7-я глава «Оценка связи растительности и среды», где освещаются вопросы методики и результаты ординации, координации растительности и геоботанической индикации. Довольно много места в этой главе отведено методике использований экологических шкал Л. Г. Раменского.

Приложение по объему занимает половину книги. Это «Материалы по организации практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке». Так подробно эта методика в отечественных учебниках еще не разбиралась. В 1-й части приложения («Методика описания и классификации растительности методом Браун-Бланке») детально изложены действия геоботаника от момента выбора места описания участка растительности до составления итоговой синоптической таблицы и синтаксономического анализа. Во 2-й части приложения («Основные высшие единицы растительности России») приводится список союзов, порядков, классов с указанием диагностических видов и краткой экологической характеристикой этих синтаксонов. Заключительная 3-я часть приложения («Определение основных высших единиц растительности Средней России») представляет собой определитель растительных сообществ, выполненный в виде привычного для ботаников дихотомического ключа. Но вместо морфологических признаков, фигурирующих в определителях растений, здесь используются флористические, физиономические и экологические признаки растительных сообществ.

В конце книги помещены «Список основной литературы», рекомендуемой для студентов, «Предметный указатель» и «Указатель имен».

В целом учебное пособие производит очень хорошее впечатление своей свежестью и насыщенностью материалом, характеризующим наиболее современные достижения фитоценологии. Однако это именно учебное пособие, а не краткий и упрощенный пересказ современных проблем фитоценологии. Всем используемым в книге понятиям даются определения, приводится этимология многих терминов. Указываются латинские и русские названия упоминаемых видов, родов, семейств. Учебник богато иллюстрирован рисунками, графиками, диаграммами, таблицами, причем большинство иллюстраций оригинальны. Многие из них скомпонованы по материалам башкирских геоботаников или исследователей, близких к их школе.

Нельзя не отметить «экологичность» учебного пособия. Фитоценология поистине воспринимается как составная часть общей экологии растений. Возможно, что на такое видение этого предмета наложил отпечаток тот факт, что Л. Г. Наумова — автор и соавтор целого ряда учебных пособий по общей экологии, таких, например, как учебник для средней школы «Экология России» (Миркин, Наумова, 1995).

К недостаткам книги можно отнести некоторую конспективность изложения материала в первой, теоретической половине учебника, связанную с небольшим объемом этой части (хотя, с другой стороны, это можно отнести и к достоинствам: рассказать так кратко и просто о сложном дано не многим). Может быть, именно эта конспективность и не позволила автору отметить еще одно новое для современной фитоценологии направление, связанное с математическим моделированием растительных сообществ.

Бесспорным же недостатком книги является ее техническое исполнение. Бумажная обложка, клеевое скрепление страниц делают ее пособием «одноразового пользования». В руках рецензентов книга рассыпалась в момент подготовки рецензии. Поэтому тираж в 300 экземпляров ненадолго удовлетворит потребности студентов Башкирии. Рецензенты считают, что было бы хорошо, если бы центральные издательства России, издательства ведущих наших университетов обратили внимание на это замечательное учебное пособие и нашли возможность его переиздать в лучшей форме и бóльшим тиражом.

В заключение надо заметить, что судя по рассмотренному учебному пособию, научный потенциал башкирских фитоценологов, несмотря на тяжелое для нашей науки время, продолжает оставаться очень высоким. Поэтому рецензенты считают, что наряду с учебником башкирским геоботаникам следует подготовить к выпуску научную монографию, посвященную теории и методам современной науки о растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Экология России. М., 1995. 232 с.

Barkman J. J., Moravec J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. 1986. Vol. 67. N 3. P. 145—195.

© *В. Б. Голуб, Г. С. Розенберг*

Институт экологии
Волжского бассейна РАН
Тольятти

Получено 6 V 1996

ХРОНИКА

УДК 061.3 (100) : 581.5

КОНФЕРЕНЦИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ 90-ЛЕТИЮ АКАДЕМИКА В. Б. СОЧАВЫ

N. M. KALIBERNOVA, I. Yu. SUMERINA. THE CONFERENCE, DEVOTED TO THE 90TH ANNIVERSARY OF THE BIRTH OF ACADEMICIAN V. B. SOCHAVA

17—19 мая 1995 г. в Санкт-Петербурге, в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН проходила международная конференция «Современные проблемы фито-экологического картирования», посвященная памяти В. Б. Сочавы. Она была организована Отделом географии и картографии растительности БИН и кафедрой биогеографии географического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ) при поддержке Русского ботанического общества. Проведение конференции финансировалось Российским фондом фундаментальных исследований.

В работе конфереции приняли участие более 60 ученых из России, Латвии, Казахстана, представляющих БИН, СПбГУ, Латвийский университет (г. Рига), Московский государственный университет (МГУ), Институт географии СО РАН (ИГ СО РАН, г. Иркутск), Иркутсткий научный центр СО РАН (ИНЦ СО РАН), Институт ботаники и фитоиндикации НАН Республики Казахстан (г. Алма-Ата), Институт водных проблем РАН (ИВП, г. Москва), Научно-исследовательский институт охраны природы Арктики и севера (НИИОПАС, г. С.-Петербург), Институт экологии растений и животных УрО РАН (ИЭРЖ, г. Екатеринбург), Институт географии РАН (ИГ РАН, г. Москва), Всероссийский научно-исследовательский институт космических и аэрометодов (ВНИИКАМ, г. С.-Петербург), Центральный Сибирский ботанический сад (ЦСБС, г. Новосибирск), Институт урбанистики (г. С.-Петербург), Институт озероведения РАН (г. С.-Петербург), Лесотехническую Академию (г. С.-Петербург). Приехали Президент Ботанического общества Италии F. Pedrotti (университет г. Камерино, Италия) и член Французской Академии Наук P. Ozenda. К сожалению, не смогли приехать ботаники из Грузии и Белоруссии, доклады которых были заявлены в программе.

Во вступительном слове заведующая отделом географии и картографии растительности БИН **Т. К. Юрковская** от имени оргкомитета поблагодарила собравшихся за то, что они нашли возможность принять участие в конференции и тем самым отдать дань памяти выдающегося ученого.

Из 13 прочитанных на конференции докладов 3 были посвящены научному наследию В. Б. и развитию его идей в современной науке о растительности.

Т. К. Юрковская (БИН) и **И. С. Ильина** (СПбГУ) в докладе «Вклад В. Б. Сочавы в развитие картографии растительности» еще раз напомнили о значении идей В. Б. для развития естественной науки вообще и тематического картографирования в частности. В теоретическом плане — это разработка принципов фитоэкологического картирования, географо-генетической концепции двухрядной классификации растительности, которая может быть использована как основа для построения легенд средне- и мелкомасштабных карт, а также создание новых видов научно-прикладных карт для целей корреляционного картографирования. В методическом плане — это разработка способов отражения на картах динамических явлений растительного покрова с применением системного подхода. Практическое применение эти идеи нашли при создании большого количества карт растительности самого разного содержания, от крупномасштабных до планетарных. Был отмечен огромный вклад В. Б. в исследование природы Сибири, а также его талант организатора науки (в частности, создание Института географии СО РАН, учреждение ежегодника «Геоботаническое картографирование» и. др.).

С докладом «Экологические идеи В. Б. Сочавы и их развитие в тематическом картографировании» выступил **А. Г. Исаченко** (СПбГУ). Идеи В. Б. о сближении экологии (в самом широком смысле, включая экологию человека) и географии, а также разработанные им позднее принципы картирования окружающей среды на основе системного (геосистемного) подхода начали практически осуществляться уже в 80—90-х годах. К настоящему времени известно множество карт, хотя и называемых экологическими, но очень разных по содержанию и принципам составления. Сотрудники лаборатории ландшафтоведения и тематического картографирования Научно-исследовательского института географии (НИИГ) СПбГУ предложили типовой перечень таких карт и систему методов их составления применительно к разным уровням картографирования. Серия из 85 взаимосвязанных аналитических и синтетических карт среды обитания в среднем масштабе разработана для севера Европейской России; в более крупном масштабе составлена серия из 40 карт для бассейна Ладожского озера; закончена первая часть «Эколого-географического атласа России», включающего в себя 42 карты; в печати находится первая комплексная «Эколого-географическая карта Российской Федерации», разработанная группой авторов из Московского и Петербургского университетов и Института географии СО РАН.

В нескольких докладах было представлено состояние картографирования растительного покрова отдельных регионов.

В первую очередь это коснулось Сибири, изучению которой В. Б. Сочава посвятил многие годы жизни. **В. А. Снытко** (ИГ СО РАН) сделал обзор задач комплексного изучения и картографирования тайги и таежных геосистем как типа природной среды, отраженных в трудах В. Б., и выделил в его научном творчестве по таежным проблемам несколько этапов — геоботанический (20—30-е годы), ландшафтно-картографический (40—50-е), экспериментально-практический (60-е), теоретический (70-е), отметив, что фито-экологическое направление в картографировании растительности возникло в значительной степени на основе натурных работ в таежных районах.

А. В. Белов (ИНЦ СО РАН) подробно остановился на последнем этапе, когда в Сибири началась резкая активизация картографических работ, связанная с интенсивным освоением природных ресурсов восточных и северных районов страны. Картографическая инвентаризация растительного покрова Сибири в этот период осуществлялась при активном участии В. Б. путем создания многолистных универсальных обзорно-справочных карт больших регионов Сибири. В этот период происходила разработка структурно-динамического подхода к растительности как части природно-ландшафтного комплекса. В. Б. и его учениками была разработана концепция эпитаксонов разного иерархического уровня, которая оказалась очень эффективной, так как позволяла показывать также и эквипотенциальные территории, обладающие сходным фито-экологическим потенциалом. В 80-х годах произошел переход к оценочно-прогнозному картографированию растительности Сибири. В настоящее время идет дальнейшее теоретическое развитие и внедрение в практику идей В. Б. Примером обзорно-справочного картографирования является карта растительности центральной части Байкальского региона м. 1 : 2 500 000 в новом «Атласе Байкала», которая дополняется группой карт запасов и продукции фитомассы. В системе комплексного экологического картографирования составлены эколого-геоботанические карты для «Экологического атласа Иркутской области», в том числе новая универсальная карта растительности Иркутской обл. м. 1 : 2 500 000, для которой, на основе проведенной классификации растительности, была разработана многоступенчатая легенда, отражающая основные особенности ее пространственно-временной структуры. Коренные и производные сообщества соподчинены в легенде между собой и образуют единые динамические системы — эпитаксоны. В отличие от предыдущих карт, бóльшее внимание уделено деструктивным динамическим процессам, и поэтому типизация вторичных производных сообществ проводилась не через восстановительные серии, а через стадии рядов антропогенной трансформации. На основе этой универсальной карты выполнено много других оценочных и прогнозных карт атласа. Подобное комплексное экологическое картографирование предполагается применить и для других регионов Сибири. Таким образом, получит дальнейшее осуществление плодотворная идея В. Б. о развитии атласного картографирования в Сибири. Докладчик отметил, что на современном этапе особенно перспективно средне- и крупномасштабное картографическое исследование растительного покрова Сибири в связи с формированием региональных и локальных ГИС и с развитием оперативного ЭВМ-картографирования.

Вопросам отражения растительности Центрально-Сибирского и Северо-Европейского регионов на локальном, региональном и планетарном уровнях как уровнях картографической и классификационной генерализации был посвящен доклад **А. А. Крауклиса** (Латвийский университет).

Большой интерес вызвало выступление зарубежных участников конференции.

Профессор Греноблъского университета **P. Ozenda** обрисовал состояние картографирования растительности во Франции. В настоящее время на всю территорию страны имеется 70 листов карты растительности м. 1 : 200 000 (некоторые из них были представлены собравшимся), а также обзорная синтетическая карта Франции м. 1 : 500 000. При изучении растительности особое внимание уделялось горным регионам как наиболее сложным. В качестве примера докладчик показал карты растительности Тироля, Альп в районе Ниццы и Гренобля м. 1 : 50 000 и 1 : 100 000. На примере представленных карт обсуждались принципиальные вопросы, в первую очередь совмещение показа растительного покрова с экологическим картографированием и показом окружающей среды в целом. P. Ozenda рассказал также об участии французских ученых в разработке проекта карты растительности Европы, которая в настоящее время готова к печати.

F. Pedrotti (Италия) познакомил слушателей с историей и тенденциями развития картографирования растительного покрова в Италии и выделил несколько основных направлений в этой области. В настоящее время наблюдается стремление к обогащению карт ботанического цикла данными об окружающей среде. На фитосоциологических (геоботанических) картах картируются классификационные категории системы Браун-Бланке (начиная с ассоциаций), которые подразделяются на 2 категории: актуальной и потенциальной растительности. Интегрированные фито-социологические карты ориентированы на отражение связей растительности с окружающей средой путем показа климатически и геоморфологически обусловленных серий растительности. Динамическое состояние растительности в данный момент времени, пространственная дифференциация экологических процессов и обусловленное этим направление развития растительного покрова могут быть показаны на карте динамических тенденций. В качестве примеров названных типов карт были продемонстрированы карты растительности на отдельные местности Италии м. 1 : 50 000. Однако докладчик предложил и другие пути познания растительности, например, ее картирование по профилю, проложенному через Центральные Альпы.

Еще одна группа докладов отражала проблемы разработки тематических карт новых направлений в области картографического изучения растительности.

Это, например, картографическое моделирование эколого-ресурсного потенциала территорий (доклад **Н. Н. Лавренко,** НИИ ОПАС). Суть его заключается в анализе, нормировании, прогнозировании, конструировании природных систем в различных режимах использования их ресурсов. Моделирование в данном аспекте состоит в разложении сложных природных систем — через классифицирование и формализацию — на простые внутренние элементы, в число которых включены внешние факторы, а ресурсный потенциал рассматривается как состояние хозяйственно полезных свойств компонентов природной среды (леса, почвы, воды и др.). Эти задачи решаются с использованием достижений тематического картографирования (геоботанического, почвенного, гидрологического, ландшафтного, экономического) и на основе разработанных В. Б. принципов системного подхода. Аудитории была предложена серия карт природы зоны Байкало-Амурской железнодорожной магистрали

(БАМ), в том числе «Главные функции растительного покрова БАМ» м. 1 : 2 500 000. На примере этих карт показана возможность раскрытия экологического содержания для различных единиц районирования. Динамический принцип показа природной среды применен при создании серии карт растительного покрова Муйско-Куандинской котловины м. 1 : 500 000. Итоговая карта «Состояние ресурсного потенциала экосистем Муйско-Куандинской котловины» содержит прогноз состояния ресурсного потенциала лесной и луговой растительности и возможные варианты их использования в экосистемах ранга подрайона. Автор остановился на проблеме поиска универсальных территориальных экосистем для целей картографирования. В качестве таковой предложен водосборный бассейн, который дает возможность объективного определения границ, анализа взаимосвязанных видов ресурсов. В то же время к бассейновым экосистемам приложим теоретический и практический опыт картографирования всех компонентов природы и хозяйства. Возможности оценки ресурсного потенциала в системе водосборных бассейнов рассмотрены на примере карты Карельского перешейка Ленинградской обл. м. 1 : 200 000.

В лаборатории фито-экологического картографирования Института ботаники и фитоинтродукции НАН Республики Казахстан разрабатываются принципы и методы создания карт оценочного и прогнозно-рекомендательного типа на разные сценарии природопользования (**Н. П. Огарь, Е. И. Рачковская**: «Подходы к созданию оценочных и прогнозно-рекомендательных карт»). Базовой основой для них являются инвентаризационные карты растительности или экосистем, интегрирующие современные знания о природе. Основной картируемой единицей выбрана экосистема, которая понимается как природно-территориальный комплекс, обладающий единством литогенной основы, определенным уровнем взаимосвязей биотических компонентов, имеющих пространственно-временную динамику и особый режим функционирования. Методические подходы разрабатывались при создании (на основе карты экосистем инвентаризационного типа) серии крупномасштабных оценочных и прогнозных карт (антропогенной нарушенности экосистем; процессов подтопления; устойчивости экосистем к предполагаемому техногенному воздействию; природоохранная; прогнозно-рекомендательная) на территорию проектируемого строительного комплекса в Илийской межгорной впадине.

Авторы доклада «Фитоэкологическое картографирование динамики процессов опустынивания аридных территорий» **В. С. Залетаев** и **Н. М. Новикова** различают природную, антропогенно обусловленную и антропогенную динамику растительности аридных регионов. В развитие идей В. Б., растительные сообщества, составляющие сукцессии, в первых двух случаях отнесены к «рядам развития», на основе которых строится легенда к «Карте динамики растительности Южного Приаралья» м. 1 : 500 000. Нарушения, вносимые в растительный покров прямыми антропогенными воздействиями, рассматриваются как «ряды трансформации» и при картографировании используются как подчиненные на фоне природных смен. Основной единицей картирования являются серии растительных сообществ, формирующиеся под влиянием эдафических процессов в разных типах ландшафтов в процессе их эволюции или антропогенного воздействия.

Пример биоценотического подхода в тематическом картографировании предложили **Г. Н. Огуреева** и **Т. В. Котова** (МГУ) в докладе «Классификация и картографирование биомов Сибири». Проблема обсуждается давно, но реальных карт, отражающих биоценотическое разнообразие территории, практически нет. Биом как совокупность растительности и животного населения представляет собой сочетание конкретных экосистем разного уровня, которые наиболее эффективно используют абиотические компоненты среды вследствие исторически обусловленной адаптации к этим условиям. Авторы предлагают выделять зонобиомы, оробиомы, соподчинять им региональные биомы, которые и картографируются. Региональные биомы различаются структурой растительного покрова и характерными и дифференциальными видами.

Автор доклада «Комплексное эколого-геоботаническое картирование арктической тундры острова Врангеля» **С. С. Холод** (БИН), занимаясь изучением и картированием тундровых территорий, применил при выявлении и анализе фитоценохор топологического уровня неоднородности ряд идей В. Б., в частности идею о целостности фитоценохоры и комплексности факторов, влияющих на ее становление. Автор полагает, что закономерности неоднородного растительного покрова любой территории раскрываются в том случае, если растительный покров представить как часть единой структурно-динамической системы, в которой внешним организатором будет выступать какой-либо макропроцесс (например, латеральные геопотоки). Фитоценохоры понимаются как территориальные образования растительного покрова, обусловленные процессом метаболизма растительности и внутренними экологическими связями. При изучении фитоценохор арктической тундры о-ва Врангеля устанавливался характер рисунка, образованного элементами фитоценохор, рассматривался ряд их параметров: ранг внутренней сложности, характер границ между разностями растительного покрова как внутри фитоценохор, так и между прилегающими друг к другу фитоценохорами, выявление степени фитоценотической контрастности между элементами фитоценохор. Другой подход к изучению гетерогенного растительного покрова связан с количественным анализом факторов среды путем корреляционного крупномасштабного картографирования. В качестве объекта анализа выбрана корреляционная связь между растительностью и снежным покровом. Процесс составления корреляционной карты включает в себя: 1) логическое «расчленение» характеристик снежного покрова на ряд количественных параметров с целью достижения взаимно однозначного соответствия между этим фактором и растительным покровом в легенде корреляционной карты; 2) анализ закономерностей пространственной дифференциации растительности в фитоценохоре с учетом изменения в пространстве значений фактора.

Доклад **П. Л. Горчаковского, Н. Н. Никоновой, Т. В. Фамелис** (ИЭРЖ) был посвящен фито-экологической карте Свердловской обл., методике ее составления и системе оценки антропогенных воздействий.

В заключение личными воспоминаниями о В. Б. поделились его ученики, сотрудники и родные.

Помимо докладов, в программу конференции входила ботаническая экскурсия в окр. пос. Комарово (Карельский перешеек) для ознакомления с растительностью южной тайги.

К открытию конференции были подготовлены выставки: основных опубликованных трудов В. Б. Сочавы; картографических произведений, составленных при участии или под редакцией В. Б.; фотографий Виктора Борисовича, представленных его родными, учениками и коллегами; карт растительности, составленных в отделе географии и картографии растительности БИН в последние годы.

Выставки вызвали большой интерес, особенно последняя, что говорит о возрастающем интересе зарубежных специалистов к идеям и методам картирования растительности, развиваемым в нашей стране.

На фоне финансовых и организационных трудностей, испытываемых наукой в наши дни (из-за чего не смогла состояться сессия памяти В. Б. Сочавы в 1990 г.), сам факт проведения конференции выглядит отрадно. После долгого периода разрыва научных контактов между учеными не только отдельных стран СНГ, но и отдельных регионов России, эта творческая встреча единодушно воспринималась участниками совещания, по их словам, как «глоток свежего воздуха», дающий надежду на возобновление совместных работ.

Научные сессии, посвященные памяти В. Б. Сочавы, проводятся в БИН каждые 5 лет (1975, 1980). С 1995 г. конференция приобрела международный статус.

© Н. М. Калибернова, И. Ю. Сумерина

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 IX 1996

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1997. VOL. 82. N 2) Page

Grif V. G. Problems and perspectives in plant karyology and karyosystematics 1
Oganezowa G. G. The seeds structure of some *Iridaceae* in connection with their systematics, geography and phylogeny. I. Subfamilies *Nivenioideae* and *Iridoideae* 14
Lévesque E., Svoboda J. Germinable seed bank from soils of polar desert stands (central Ellesmere island, Canada) and survival of seedlings in controlled conditions 30
Perestenko L. P. Littoral and sublittoral vegetation of the Eastern Kamchatka 46
Lapshina E. D., Muldiyarov E. Ya. The vegetation of the southern spurs of Polousny range system (Northern Yakutia) 56

COMMUNICATIONS 68

Zhilin S. G., Takhtajan S. A. The spelling of feminine eponyms in the scientific nomenclature in plants 68
Gavrilova O. A. The significance of palynological characters for systematics and phylogeny in the tribe *Flacourtieae* (*Flacourtiaceae*) 74
Byalt V. V. Notes on the family *Crassulaceae* of Eastern Europe 79
Simagin V. S. On the position of *Cerasus avium* in the system of the genus *Cerasus* (*Rosaceae*) 82
Mavrodiev E. V., Lavrov S. A., Sagalaev V. A. Data base «Flora of Sarepta» 86
Dyachkova T. U., Mylevskaya S. N., Skorokhodova S. B. Distribution and state of *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) coenopopulations in the Nature reserve «Kivach» (Karelia) 90
Andreyashkina N. I., Peshkova N. V. A comparative analysis of responses of main phytocoenoses of the typical tundra subzone (the Yamal Peninsula) to transportation impact 97

SISTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 104

Strelnicova N. I. A new genus *Veniaminia* (*Bacillariophyta*) from Cretaceous deposits of the Western Siberia 104
Sennikov A. N. The species of the genera *Prenanthes* and *Cicerbita* group (*Asteraceae*) in the Caucasus 106

FLORISTIC FINDINGS 115

Tarasova E. M. Addenda to the flora of Kirov region 115

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 117

Komzha A. L. On some addenda to and notes on the Red Data Book of the RSFSR 117
Golub V. B., Rozenberg G. S. *L. G. Naumova.* Principles of phytocoenology. 1995 127

CHRONICLE 130

Kalibernova N. M., Sumerina I. Yu. The conference, devoted to the 90th anniversary of the birth of academician V. B. Sochava 130

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1997. Т. 82. № 2) Стр.

Гриф В. Г. Проблемы и перспективы кариологии и кариосистематики растений 1

Оганезова Г. Г. Структура семени некоторых ирисовых в связи с систематикой, географией и филогенией семейства *Iridaceae.* I. Подсемейства *Nivenioideae* и *Iridoideae* 14

Левек Э., Свобода Дж. Банк жизнеспособных семян в почвах сообществ полярной пустыни (центральная часть острова Элсмир, Канада) и выживание проростков в опыте 30

Перестенко Л. П. Растительность литорали и сублиторали восточной Камчатки 46

Лапшина Е. Д., Мульдияров Е. Я. Растительность южных отрогов горной системы хребта Полоусного (Северная Якутия) 56

СООБЩЕНИЯ 68

Жилин С. Г., Тахтаджян С. А. О правописании женских эпонимов в научной номенклатуре растений 68

Гаврилова О. А. Значение палинологических признаков для систематики и филогении трибы *Flacourtieae* (*Flacourtiaceae*) 74

Бялт В. В. Заметки о толстянковых (*Crassulaceae*) Восточной Европы 79

Симагин В. С. О положении черешни (*Cerasus avium*) в системе рода *Cerasus* Mill. (*Rosaceae*) 82

Мавродиев Е. В., Лавров С. А., Сагалаев В. А. База данных «Флора Сарепты» 86

Дьячкова Т. Ю., Милевская С. Н., Скороходова С. Б. Распространение и состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в заповеднике «Кивач» (Карелия) 90

Андреяшкина Н. И., Пешкова Н. В. Сравнительный анализ реакции основных фитоценозов подзоны типичных тундр (полуостров Ямал) на транспортные воздействия . 97

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 104

Стрельникова Н. И. Новый род *Veniaminia* (*Bacillariophyta*) из меловых отложений Западной Сибири 104

Сенников А. Н. Виды рода *Prenanthes* и группы родов из родства *Cicerbita* (*Asteraceae*) на Кавказе 106

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 115

Тарасова Е. М. Дополнение к флоре Кировской области 115

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 117

Комжа А. Л. О некоторых дополнениях и замечаниях к Красной книге РСФСР 117

Голуб В. Б., Розенберг Г. С. *Л. Г. Наумова.* Основы фитоценологии. Уфа. 1995 127

ХРОНИКА 130

Калибернова Н. М., Сумерина И. Ю. Конференция, посвященная 90-летию академика В. Б. Сочавы 130

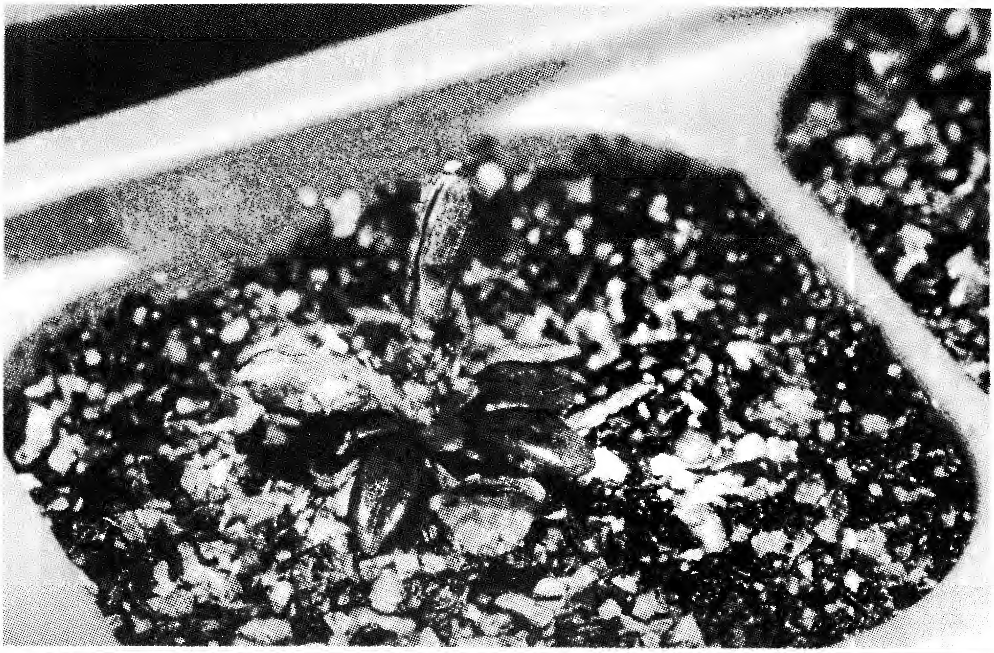


Таблица I. Экземпляр *Braya purpurascens* с плодами.

Растение пересажено в горшочек 24 III 1993, первые цветы появились 25 V 1993, погибло 24 XI 1993. (Фото 17 VI 1993).

Таблица II. Вторично цветущий экземпляр *Draba cinerea* с плодами после первого цветения.

(Фото 17 VI 1993).

К с. 41

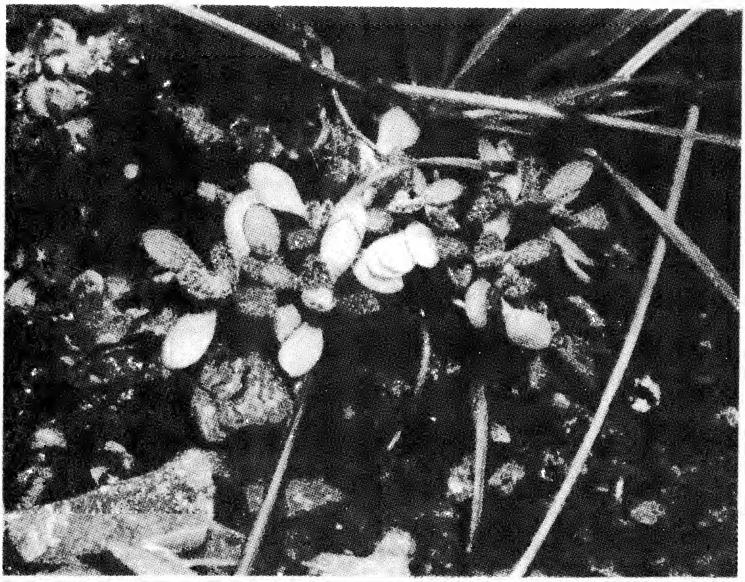


Таблица III. Второе поколение *Draba cinerea*, выросшее из семян растения, выращенного в лабораторных условиях.

Материнское растение было пересажено в грунт 1 II 1993, зацвело 18 IV 1993 и затем повторно 22 X 1993. Проростки второго поколения были замечены 16 VI 1994. (Фото 20 VI 1994).

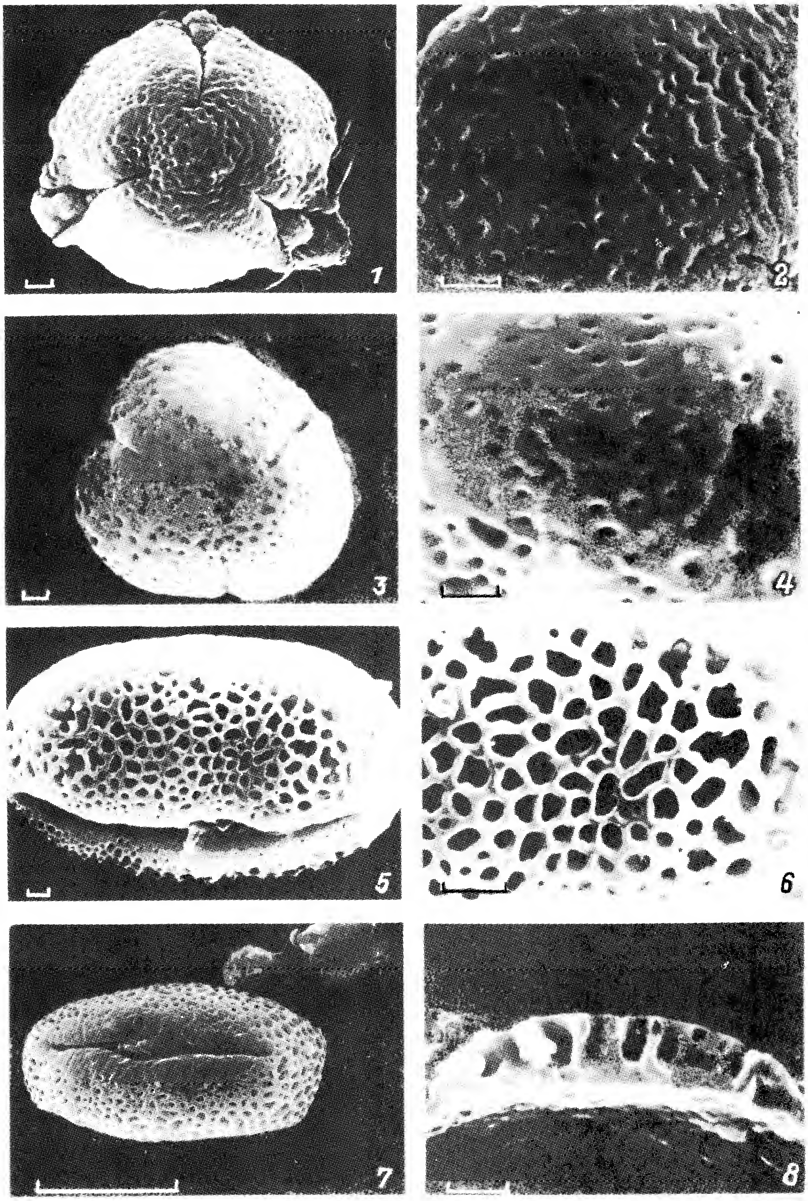


Таблица I. Пыльцевые зерна *Flacourtia cataphracta* (*1*, *2*), *Polyothirsis sinensis* (*3*, *4*), *Idesia polycarpa* (*5*—*8*).

1, *3* — вид с полюса; *2*, *4*, *6* — скульптура поверхности; *5*, *7* — вид с экватора; *8* — скол оболочки. Масштабная линейка: *1*—*6*, *8* — 1 мкм; *7* — 10 мкм.

К с. 77

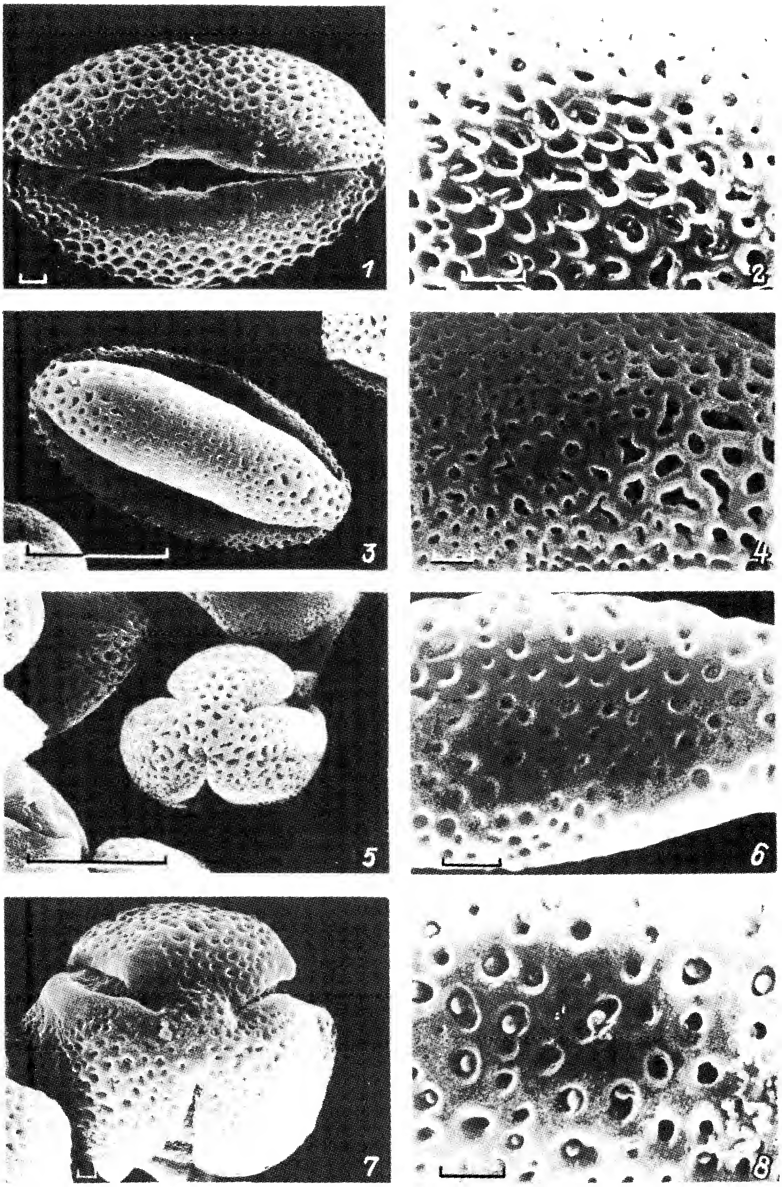


Таблица II. Пыльцевые зерна *Azara dentata* (*1, 2*), *Dovyalis hebecarpa* (*3—5*), *Xylosma kaalense* (*6*), *X. nitidum* (*7, 8*).

1, 3 — вид с экватора; *2, 4, 6, 8* — скульптура поверхности; *5, 7* — вид с полюса. Масштабная линейка: *1, 2, 4, 6—8* — 1 мкм; *3, 5* — 10 мкм.

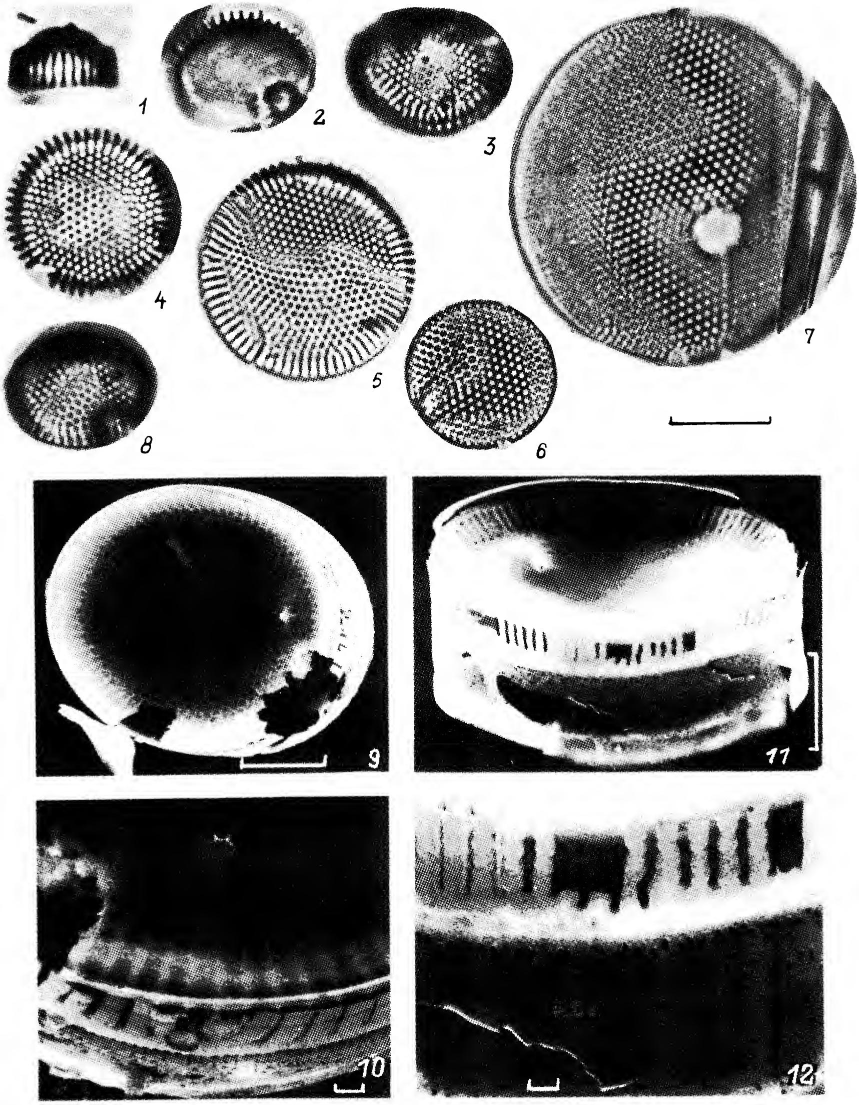


Таблица I. *Veniaminia polymorpha.*

1 — вид с загиба; *2* — лопастевидные выросты (в СМ — шипики) по краю створки; *3, 4* — створки с эксцентричным выростом; *5—7* — выпукло-вогнутые створки; *8* — выпуклая створка; *9, 10* — внутренняя поверхность створки с эксцентрично расположенным выростом; *11, 12* — вид створки с загиба, лопастевидные выросты. *1—8* — СМ; *9—11* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—9, 11* — 10 мкм; *10, 12* — 1 мкм.

К с. 105

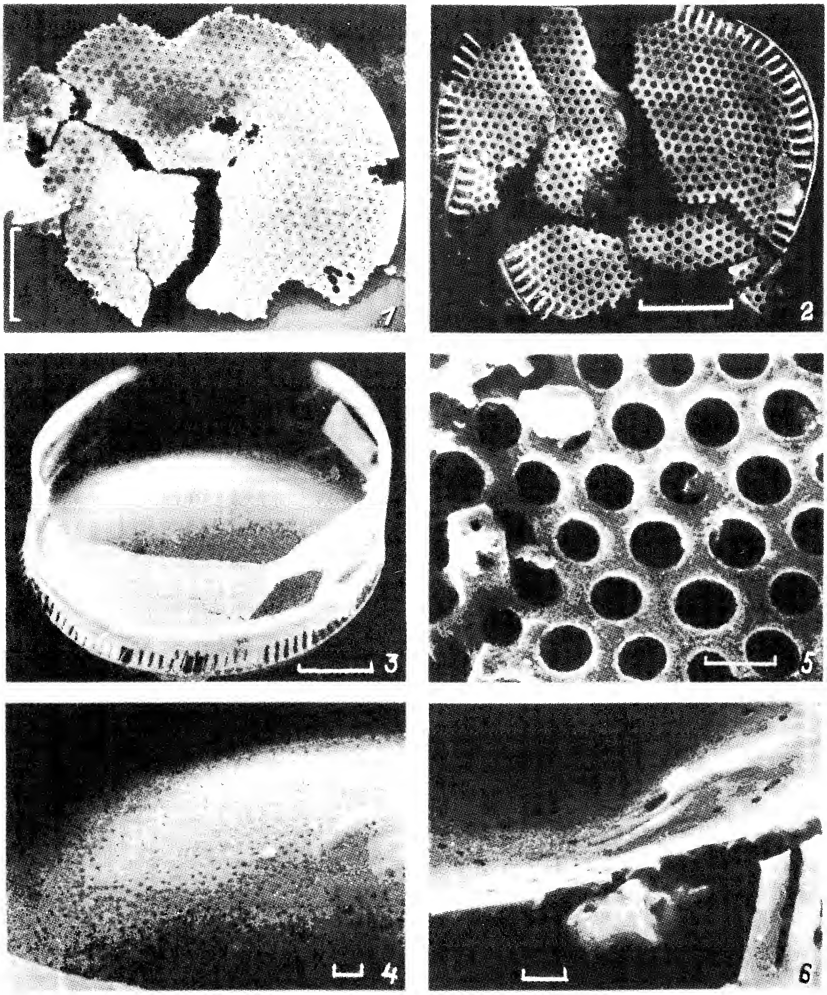


Таблица II. *Veniaminia polymorpha*.

1 — внутренняя поверхность створки, крибрум; *2, 5* — наружная поверхность створки, форамены; *6* — поры, кольцевидный вырост, лопастевидные выросты по краю (СЭМ). Масштабная линейка: *1—3* — 10 мкм; *4—6* — 1 мкм.

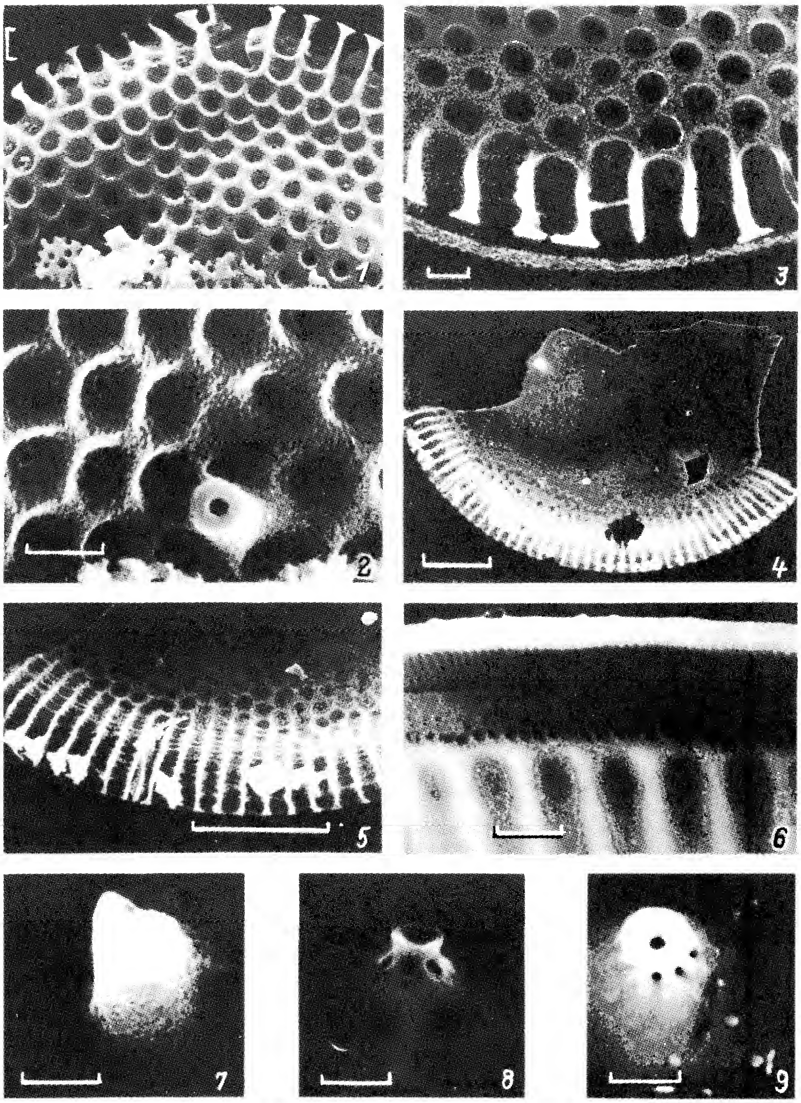


Таблица III. *Veniaminia polymorpha.*

1, 2 — наружная поверхность створки со структурой из сети ребер (стенки ареол) и одной порой в центре ячей, наружная трубка кольцевидного выроста; *3* — слившиеся стенки краевых ареол, наружная поверхность; *4, 5* — створки, со структурой по краю и бесструктурным гиалиновым центром; *6* — загиб створки, вид изнутри; *7* — наружная трубка кольцевого выроста; *8, 9* — кольцевой вырост на внутренней поверхности (СЭМ). Масштабная линейка: *1—3, 6—9* — 1 мкм; *4, 5* — 10 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 2. 1—136.*